



Distribution des coléoptères coprophages (Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae) dans les hautes montagnes de la Zone de Transition Mexicaine : analyse écologique et biogéographique.

Alfonsina Arriaga Jimenez

► To cite this version:

Alfonsina Arriaga Jimenez. Distribution des coléoptères coprophages (Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae) dans les hautes montagnes de la Zone de Transition Mexicaine : analyse écologique et biogéographique.. Biologie animale. Université Paul Valéry - Montpellier III, 2015. Français. NNT : 2015MON30018 . tel-01231005

HAL Id: tel-01231005

<https://theses.hal.science/tel-01231005>

Submitted on 19 Nov 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université Paul- Valéry Montpellier III**

Préparée au sein de l'Ecole Doctorale Territoires, Temps,
Sociétés et Développement- ED 60
Et de l'unité de recherche UMR 5175 CEFE

Spécialité : **Ecologie et Biologie des Populations**

Présentée par **Alfonsina Arriaga- Jiménez**

Sous la co-direction de Jean-Pierre LUMARET et Gonzalo HALFFTER

**Distribution des coléoptères coprophages
(Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae)
dans les hautes montagnes de la Zone de
Transition Mexicaine: analyse écologique
et biogéographique.**

Soutenue le 22 juin 2015 devant le jury composé de

Mme Marie- Claude BON, Chercheur USDA-ARS, EBCL, 34980 Montferrier le Lez	Assesseur
M. Eduardo GALANTE, Professeur, Université d'Alicante (Espagne)	Rapporteur
M. Gonzalo HALFFTER-SALAS, Professeur émérite, INECOL, Xalapa, Ver. (Mexique)	Co-Directeur
M. Serge KREITER, Professeur, Montpellier Sup Agro	Assesseur
M. Jorge LOBO, Profesor de Investigación, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid (Espagne)	Rapporteur
M. Jean- Pierre LUMARET, Professeur, Université Paul- Valéry Montpellier	Co-Directeur

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université Paul- Valéry Montpellier III**

Préparée au sein de l'Ecole Doctorale Territoires, Temps,
Sociétés et Développement- ED 60
Et de l'unité de recherche UMR 5175 CEFE

Spécialité : **Ecologie et Biologie des Populations**

Présentée par **Alfonsina Arriaga- Jiménez**

Sous la co-direction de Jean-Pierre LUMARET et Gonzalo HALFFTER

**Distribution des coléoptères coprophages
(Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae)
dans les hautes montagnes de la Zone de
Transition Mexicaine: analyse écologique
et biogéographique.**

Soutenue le 22 juin 2015 devant le jury composé de

Mme Marie- Claude BON, Chercheur USDA-ARS, EBCL, 34980 Montferrier le Lez	Assesseur
M. Eduardo GALANTE, Professeur, Université d'Alicante (Espagne)	Rapporteur
M. Gonzalo HALFFTER-SALAS, Professeur émérite, INECOL, Xalapa, Ver. (Mexique)	Co-Directeur
M. Serge KREITER, Professeur, Montpellier Sup Agro	Assesseur
M. Jorge LOBO, Profesor de Investigación, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid (Espagne)	Rapporteur
M. Jean- Pierre LUMARET, Professeur, Université Paul- Valéry Montpellier	Co-Directeur

“ ... sólo por arte mágica se realizó la formación de las montañas y los valles; y al instante brotaron juntos los cipresales y pinares en la superficie.

Y así se llenó de alegría Gucumatz, diciendo - ¡Buena ha sido tu venida, Corazón del Cielo; tú Huracán, y tú, Chipi- Caculhá, Raxa- Caculhá!

-Nuestra obra, nuestra creación será terminada, contestaron.

Primero se formaron la tierra, las montañas y los valles; se dividieron las corrientes de agua, los arroyos se fueron corriendo libremente entre los cerros, y las aguas quedaron separadas cuando aparecieron las altas montañas.

Así fue la creación de la tierra, cuando fue formada por el Corazón del Cielo, el Corazón de la Tierra, que así son llamados los que primero fecundaron, cuando el cielo estaba en suspenso y la tierra se hallaba sumergida dentro del agua.

De esta manera se perfeccionó la obra, cuando la ejecutaron después de pensar y meditar sobre su feliz terminación.”

Extracto Popol vuh

“... seulement par la magie a été menée la formation des montagnes et des vallées ; et instantanément ont poussé ensemble les cyprès et les pins dans la région.

Et Gucumatz était plein d'allégresse, en disant – Bonne était ta venue, Cœur du Ciel ; toi Huracán, et toi Chipi- Caculhá, Raxa- Caculhá !

-Notre travail, notre création sera achevée, ont-ils répondu.

Tout d'abord, se sont formées la terre, les montagnes et les vallées ; les courants d'eau s'étaient divisés, les ruisseaux couraient librement entre les collines, et les eaux se sont séparées lorsque les hautes montagnes sont apparues.

Ainsi a été la création de la terre, quand elle a été formée par le Cœur du Ciel et le Cœur de la Terre, comme se sont appelés ceux qui ont été les premiers à la féconder, quand le ciel était suspendu et la terre était immergée dans l'eau.

C'est de cette façon qu'une œuvre est parfaite, lorsqu'ils l'ont exécuté après avoir réfléchi et en méditant sur son heureux dénouement. ”

Extrait du Popol vuh, livre sacré du mayas (traduction libre par A. Arrriaga-Jiménez)

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mes directeurs de thèse, tout d'abord le Dr. Gonzalo HALFFTER qui a codirigé cette thèse et qui a été mon professeur depuis mon incursion dans le monde des bousiers. Je le remercie également pour m'avoir permis de continuer à faire de la recherche à ses côtés, pour me transmettre un peu de toutes ses connaissances, pour les multiples discussions fructueuses, soit sur le terrain, soit au laboratoire, soit encore au cours des repas partagés qui ont été pour moi les plus importants. Ensuite merci à Jean-Pierre LUMARET, qui a lui aussi codirigé mon travail de thèse à Montpellier et qui a eu confiance en moi et dans mon travail depuis le début. Je veux lui exprimer ma gratitude pour m'avoir accueillie dans son laboratoire, pour m'avoir toujours poussée pour aller encore plus loin, pour m'avoir soutenue avec toutes mes idées et ma façon de travailler, pour m'avoir intégrée dans d'autres activités académiques, et surtout pour tout le temps qu'il m'a dédié, spécialement les derniers mois, pour mener à bien cette thèse.

Je remercie aussi les autres membres du jury qui me font l'honneur d'avoir accepté de juger ce travail, les Professeurs Serge Kreiter, Eduardo Galante, Jorge Lobo ainsi que Marie-Claude Bon. A Jorge et Marie-Claude, merci d'avoir fait partie de mon comité de thèse, merci pour les discussions et suggestions au cours de ces réunions, et pour avoir suivi mon travail pendant ces 3 ans et demi. Un remerciement particulier à Marie-Claude qui m'a initiée aux techniques et protocoles de biologie moléculaire.

Je remercie également toutes les personnes de l'INECOL, qui ont fait partie de ces années de travail de terrain, au Mexique. Principalement merci à Fernando Escobar qui m'accompagne sur le terrain, qu'il vente, qu'il pleuve ou que le soleil brille. Pour son aide pendant chaque campagne, avant et après, pour le travail de curateur qu'il conduit avec mes collections de coléoptères, pour les discussions sur la base de ce travail, pour les bons moments ensemble, bref, pour être le meilleur technicien que j'aurais pu trouver. Ensuite, un énorme remerciement à Ana Morales qui a rendu ma vie administrative beaucoup plus simple, qui a toujours su résoudre pour moi tous les problèmes, pour avoir trouvé des solutions et pour avoir été disponible avec sa porte ouverte et disponible pour m'aider, conseiller et discuter avec moi. Je remercie également Imelda Martínez pour son aide précieuse pendant ce travail de thèse, pour ses connaissances sur les Aphodiinae et pour les conversations très utiles pour ce travail. Je remercie également Mathias Rös pour son aide avec les true diversity et les statistiques. Je remercie également Federico Escobar et Alexander Peña pour nous avoir fourni toute l'information disponible sur la distribution des espèces, qui fait partie du projet JM032 de la CONABIO. Et un remerciement particulier à Violeta Halffter, qui m'a accueillie chez elle et à l'Institut avec les bras ouverts, avec un sourire et toujours plein d'énergie, pour m'avoir poussée à continuer et conseillée de venir à Montpellier pour poursuivre en thèse, et surtout pour les excellents moments passés ensemble, y compris sur le terrain, avec elle et Gonzalo Halffter. Je remercie également mon frère Edgar Arriaga qui, grâce à ses dessins merveilleux, m'a permis de montrer un peu de ce qu'on a vu et observé sur le terrain. Je remercie aussi tous ceux qui m'ont aidée, d'une façon ou d'une autre, pour que cette thèse s'achève de la meilleure façon possible.

Ce travail a bénéficié de la connaissance taxonomique de Marco et Giovanni Dellacasa, qui m'ont aidée à l'identification du matériel, fourni la bibliographie spécialisée et que je remercie

énormément pour m'avoir honorée avec une espèce à mon nom. Je remercie également Francisco Cabrero et Mario Zunino pour l'identification du matériel des collectes. Merci Mario pour nos conversations sur skype qui nous ont permis d'aboutir à l'article qui fait partie de cette thèse.

Merci à Michel Bertrand et Lise Roy pour mon initiation au monde des acariens, pour l'apprentissage que vous m'avez donné et pour le travail partagé. Je tiens à remercier Lise pour son soutien depuis la première fois où on s'est rencontrées au laboratoire, pour le travail qu'on a réalisé ensemble, pour les projets qui sont en cours, et pour les questions qu'on se pose encore sur les acariens et les bousiers. Je remercie également tous les membres de la Plateforme du Service des marqueurs génétiques en écologie (SMGE) du CEFÉ, pour m'avoir permis de réaliser mes analyses moléculaires là-bas, et pour avoir continué ma formation en biologie moléculaire.

Je tiens également à remercier tout le Laboratoire de Zoogéographie de l'Université Paul-Valéry Montpellier, chercheurs, stagiaires, thésards et Martine Coulomb, pour m'avoir accueillie si chaleureusement et pour tous les moments partagés. Merci aussi à Eric de Stordeur pour avoir continué ma formation professionnelle en me permettant d'assurer certains enseignements à l'Université.

Je remercie aussi les doctorants du laboratoire, Frédéric, Thomas, Céline et Vittoria, avec qui j'ai partagé pleins des bons moments au labo et en dehors; je vous remercie pour le soutien mutuel, pour l'entraide pour tout ce qui peut arriver en faisant une thèse, et surtout pour le partage de ces moments, même en dehors du labo.

Je veux remercier aussi tous les gens des communautés montagnardes au Mexique, qui nous ont accueillis chez eux, qui nous ont accompagnés dans les sorties, qui nous ont aidés sur le terrain, soit en nous guidant soit en nous aidant à excaver les terriers des gauphres, et qui ont partagé avec nous un peu d'eux et de leur famille. Merci à Ismael et toute sa belle-famille, Camilo, Juan, Manuel et Pedro Otilio, et particulièrement à Gerardo et à l'association SERVIMONT. Je remercie aussi vivement la CONANP pour nous avoir permis d'accéder et d'échantillonner librement dans ses parcs naturels, et pour tout le soutien rendu quand c'était nécessaire.

Cette thèse a bénéficié d'une bourse CONACYT - Gouvernement Français pour les 3 ans et demi de thèse. Je remercie aussi la SEP-DGRI pour la bourse complémentaire qui m'a été attribuée pour 2013 et 2014. Ce travail a reçu aussi un financement pour l'achèvement des campagnes de terrain de la part de l'Ecole Doctorale 60 de l'Université Paul-Valéry Montpellier (bourse de mobilité). Je tiens à remercier aussi la Société Française d'Entomologie pour avoir financé une partie de mon travail de terrain grâce à l'attribution d'une bourse Germaine Cousin. Enfin, merci à l'INECOL à Xalapa pour le prêt des véhicules et matériels, l'attribution d'un espace de travail et le financement pour les campagnes de terrain.

Agradezco infinitamente a mi familia por el apoyo siempre brindado. A mis padres, Eduardo y Elisa, gracias por las alas tan grandes que me han dado y por las raíces que me permiten siempre volver a casa. Gracias por estar, por acudir corriendo ante cualquier llamada, por comprender las distancias y por darme TODO para seguir. A Edgar, gracias por estar al principio de esta aventura, gracias por seguir siendo mi mejor compañero de este viaje y por ayudarme con dibujos, diseños y todo lo demás. Y a Pau, mi estrella que ilumina mi camino y que me hace sonreír de solo pensarla, gracias por comprender que no esté para ti.

Ces années de la thèse n'auraient pas été les mêmes sans mes compagnons de route. Je remercie énormément mes amis d'ici, ma famille montpelliéraine, qui ont été la partie indispensable de mon séjour en France. Je remercie Armand et Emi pour m'avoir accueillie depuis le début et m'avoir fait partager leur vie, à toute la troupe, Pauline, Marie, Koko, Romain, JiBi, Rossano, Jésus, Camille, Brenda et Mathias. Merci pour m'avoir accompagnée, pour me faire découvrir ce pays, pour passer des soirées ensemble, weekends et semaines de découverte, nature, fêtes et folie. *A mi gente hispanohablante, Jesús (estás en tantos lados), Sonia, Lili (si, eres de los hispanos), Diana, Nico, Reini, Rafa, Raúl, Silvia, Laura, Inma, gracias por hacer un poco más loca y más feliz la vida, por los juegos, la escalada, las cenas, las fiestas, los cafés, la alegría, las terapias y los bailes.* A mes collocs, Demian, Ruksan, Romain, Maud, Anna, merci pour avoir partagé des bons moments, repas, soirées, longues discussions aux petits déj' et aux diners, merci pour la quotidienneté et pour partager une partie de nos histoires. *Gracias como siempre a mi otra familia, que siguen conmigo después de tantos años, algunos quienes han estado desde la primer tesis (esta vez es la última, lo prometo), Beni, Ale, Yunuen, Verito, Cesar, Matti, Ro, Miguelito, Gaby y Elisa. También a mi gente del Instituto de Ecología y de Xalapa, gracias por verme ir y volver, por estar cuando vuelvo, por tener historias que contar, por seguir siendo parte de mis aventuras y tener siempre un sitio para que llegue a dormir, Pierre, Coco, Matti, Flor, Karlita, Lichos, Isra, Betito, Lili, Alita, Esme, Los ex Modernos, Xalapa no sería la misma sin ustedes.*

Cette thèse a été réalisée au sein du Laboratoire de Zoogéographie de l'Université Paul-Valéry Montpellier III, UMR 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE).

A Paula,

Pour Edd, Ed et Eli, comme toujours.

Communications à des colloques, congrès et symposiums

- ARRIAGA-JIMÉNEZ, A. 2011. Distribution des coléoptères coprophages (Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae) d'origine néarctique dans les massifs montagneux de la Zone de Transition Mexicaine : analyse des facteurs historiques et écologiques (Présentation orale). I Simposio de Becarios CONACYT en Francia. Maison Universitaire du Mexique en France, 13 - 14 Octobre, Paris, France.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ, A., LUMARET, J.-P. & G. HALFFTER. 2012. Distribution of Nearctic Copro-necrophagous beetles in four Mountains of the Mexican Transition Zone (Poster). Réunion Latino-Américaine de Scarabaeidologia (RELAS), 5- 8 Mars, Buenos Aires, Argentina.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ, A., LUMARET, J.-P. & G. HALFFTER. 2012. Escarabajos coprófagos como bio-indicadores del estado de conservación en áreas protegidas del oriente del Sistema Volcánico Transversal (Présentation orale). II Simposio de Becarios y ExBecarios CONACYT en Europa. Parlement Européen, 29 - 30 Novembre, Strasbourg, France.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ, A. 2012. Biologie, écologie et biogéographie des coléoptères coprophages des volcans dans la Zone de transition Mexicaine (ZTM) (Présentation orale). Séance de remise d'une bourse « Germaine Cousin », Société Entomologique de France, 12 Septembre, Paris, France.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ, A., LUMARET, J.-P. & M. BERTRAND. 2013. Mise en évidence de trois relations interspécifiques chez les bousiers de la Zone de Transition Mexicaine (Poster). Colloque de Biologie de l'Insecte (CBI), UMR INRA-UM2 DGIMI, 7 - 9 Octobre, Montpellier, France.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ A. & L. ROY. 2014. Phylogeographic structure of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* in Mexican Mountains (Poster- Prix du meilleur Poster). Réunion Latino-Américaine de Scarabaeidologia (RELAS), 1- 5 Septembre, Villa de Leyva, Colombia.
- ARRIAGA-JIMÉNEZ A. LUMARET, J.P. & G. HALFFTER. 2014. Distribution of Nearctic Copro - necrophagous beetles in four Mountains of the Mexican Transition Zone (Présentation orale). Réunion Latino-Américaine de Scarabaeidologia (RELAS), 1- 5 Septembre, Villa de Leyva, Colombia.

Publications publiées ou soumises

ARRIAGA-JIMENEZ, A., Rös M. (en cours) Scaling biodiversity of dung beetles in four mountains of the Trans Mexican Volcanic Belt.

ARRIAGA-JIMENEZ, A., Roy L. (2015) Co1 DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerae* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains. *Zookeys*, 512: 77-88.

ARRIAGA-JIMENEZ, A., J. V. P. Moctezuma, M. Rossini, M. Zunino, G. Halffter (en révision, *Zootaxa*) A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with notes on its phylogeny and biogeography

ARRIAGA-JIMENEZ, A., Roy L., Lumaret J.P., Bertrand M. (2014) Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari, Mesostigmata). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 119(3): 363-380.

ARRIAGA, A., Halffter G., Moreno C. (2012) Scarabaeoidea distribution and richness on the Mexican High Plateau (Perote- El Seco). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83: 519-529.

Liste des Figures

- Figure 1.** Régions Biogéographiques, avec les principales Zones de Transition (zones colorées) (d'après Zunino & Zullini 2003).
- Figure 2.** Confrontation des cinq plaques tectoniques au Mexique. Carte du Service Sismologique National (Corona et Benavides 2012), modifié.
- Figure 3.** Zone de Transition Mexicaine (ZTM), avec le chevauchement des Régions Néarctique et Néotropicale.
- Figure 4.** Mégamexique sensu Rzedowski (1991).
- Figure 5.** Géodynamique des provinces du Mexique (d'après Ferrari et al. 2012)
- Figure 6.** Position géographique des quatre volcans échantillonnés : (a) Malinche ; (b) Cofre de Perote; (c) Pico de Orizaba (volcan au nord) et Sierra Negra (volcan au sud).
- Figure 7.** Le volcan de La Malinche (a). Végétation typique du côté sec ; (b). Vue du sommet depuis les derniers alpages ; (c). Forêt de pins sur le versant humide ; (d) .Vue complète de la montagne depuis le Haut Plateau.
- Figure 8.** Pico de Orizaba: (a). Vue du sommet avec des neiges éternelles, depuis le côté humide; (b). Végétation du versant sec; (c). végétation à 3700 mètres, avec vue du sommet; (d). Forêt sur le versant humide.
- Figure 9.** Sierra Negra: (a). Vue depuis le côté est, avec le Pico de Orizaba au fond à droite ; (b). Côté sec de la montagne, avec au sommet installation du Télescope Millimétrique ; (c). Forêt sur le versant humide
- Figure 10.** Cofre de Perote : (a). Alpage à 3500 mètres du côté sec ; (b). Vue du volcan avec sa morphologie carré caractéristique ; (c). Lagune à « Valle Alegre » ; (d). Forêt de pins du côté humide.
- Figure 11.** (a). Schéma du piège attractif utilisé pour l'échantillonnage (E. Arriaga) ; (b). Installation d'un piège au milieu d'un buisson au Pico de Orizaba.
- Figure 12.** (a). Déjections avec des entrées de galeries de *Scarabaeoidea* ; (b) . Excavation d'un nid de *Ceratotrupes* au Pico de Orizaba ; (c). Traces de la présence d'un *Scarabaeoidea* à côté de déjections de brebis ; (d). *Copris armatus* nouvellement éclos, encore présent dans sa boule-nid à La Malinche.
- Figure 13.** (a). vue du suivi des galeries et de ses bifurcations ; (b). Galeries des gauphres, descendant souvent à plus d'un mètre et demi de profondeur ; (c). *T. umbrinus* ; (d). Nid d'un gauphre, constitué d'une accumulation d'herbes et de paille.
- Figure 14.** Courbes d'accumulation au niveau du paysage global (4 montagnes prises ensemble : Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Sierra Negra et Malinche).
- Figure 15.** Courbe d'accumulation de chacune des quatre montagnes étudiées.
- Figure 16.** Graphiques donnant les valeurs de la diversité alpha pour les trois niveaux de q pour les quatre montagnes échantillonnées.
- Figure 17.** Graphiques donnant les valeurs alpha avec les trois ordres ($q = 1, 2$ ou 3) pour des données par montagne séparées par niveau d'altitude.
- Figure 18.** Variations selon le versant de la diversité alpha pour les trois valeurs de q pour les quatre montagnes échantillonnées.

Figure 19. Courbes de rang abondance pour les quatre montagnes étudiées.

Figure 20. Courbe de rang abondance pour les quatre montagnes étudiées, avec les noms des espèces les plus représentatives.

Figure 21. Carte avec la position des cordillères les plus représentatives du Mexique et de l'Altiplano mexicain: (a) Sierra Madre Occidentale ; (b) Sierra Madre Orientale ; (c) Haut Plateau Mexicain ; (d) Système Volcanique Transversal (SVT) ; (e) Sierra Madre del Sur ; (f) Sierra Madre du Chiapas (modifié d'après Morrone 2005).

Figure 22. *A. azteca* : (a). Carte de la distribution connue de l'espèce ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 23. *A. ornatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 24. *B. charmionus*: (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

Figure 25. *B. guatemalensis* : (a). Carte de la distribution connue au Mexique ; (b). Tracé individualisé obtenu. Le tracé et la distribution de *B. guatemalensis* se poursuivent en Amérique centrale, non figurée sur la carte.

Figure 26. *B. saylorea* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

Figure 27. *C. hogei* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 28. *L. pseudolividus* : (a). Carte de la distribution connue au Mexique ; (b). Tracé individualisé obtenu. Le tracé de *L. pseudolividus* (et sa distribution) sont continus du sud des Etats-Unis jusqu'en Amérique centrale (pays non figurés sur la carte).

Figure 29. Carte de la distribution connue de *N. inurbanus*.

Figure 30. Carte de la distribution connue de *N. perotensis*.

Figure 31. *G. bimaculosus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 32. *G. opisthius* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

Figure 33. Carte de la distribution connue de *T. alfonsinae*.

Figure 34. Carte de la distribution connue de *T. hansferyi*.

Figure 35. *T. glyptus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 36. *O. setosopunctatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 37. Carte de la distribution connue de *P. vittatus*.

Figure 38. Carte de la distribution connue de *G. pierai*.

Figure 39. *G. barrerae* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 40. *O. indutilis* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 41. *C. armatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 42. *P. amethystinus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 43. *P. quadridens* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 44. Carte de la distribution connue d'*O. hippopotamus*.

Figure 45. Carte de la distribution connue d'*O. bolivari*.

Figure 46. *O. mexicanus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 47. *O. aerofuscus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Figure 48. *O. chevrolati* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

- Figure 49.** *O. lecontei* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.
- Figure 50.** *C. bolivari* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.
- Figure 51.** *H. rufoclavatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.
- Figure 52.** *O. herbeus* : (a). Carte de distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.
- Figure 53.** *O. nebularum* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.
- Figure 54.** *O. sallei* : (a). Carte de distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.
- Figure 55.** Représentation des galeries souterraines des gauphres à poche. Les coléoptères coprophages se rencontrent essentiellement dans la partie nid (a) et les latrines (b).
- Figure 56.** (a). Staphylinidae dans la galerie d'un nid de Geomyidae, transportant une larve de Scarabaeidae et un adulte d'*O. hippopotamus* à coté; (b). Staphylinidae ; (c). Excavation d'un nid de *T. umbrinus* au Pico de Orizaba
- Figure 57.** Excavation d'un nid de Geomyidae au Cofre de Perote : (a). Nid de *T. umbrinus* avec dans la terre au-dessous des coléoptères pholéophiles; (b). *O. hippopotamus* ; (c). adulte et larve d'*O. hippopotamus* ; (d). pelote stercoraire avec un coléoptère à l'intérieur.
- Figure 58.** Nids de Geomyidae à La Malinche : (a). excavation pour accéder à un nid très profond à La Malinche ; (b). galeries de Geomyidae à plus d'un mètre et demi de profondeur ; il a été impossible de trouver le nid du rongeur ; (c). pelotes de ponte d'*O. hippopotamus* trouvées en-dessous du nid du Geomyidae ; (d). Vue transversale de la galerie d'accès au nid du gauphre.
- Figure 59.** Excavation de nids de gauphres à la Sierra Negra : (a). nid très ancien et inoccupé, avec peu d'individus de *G. pierai* dans les déjections résiduelles; (b). coupe d'une galerie au-dessous du nid ; (c). pelotes fécales du rongeur dans son nid.
- Figure 60.** Nids de Geomyidae échantillonnés au Pico de Orizaba : (a). Excavation d'un nid, à 60 cm de profondeur ; (b). nid très superficiel, à environ 10 cm de profondeur ; (c). *T. umbrinus* ; (d). Larve d'*O. hippopotamus* dans sa loge trophique fendue.
- Figure 61.** (a) boule-nid d'*O. chevrolati chevrolati* (forme de poire distinctive) façonnée à partir des réserves accumulées par *O. herbeus*. Dans le même nid il y avait également des Aphodiinae cleptorasites (b) *O. herbeus*.
- Figure 62.** Représentation schématique du nid de *Copris armatus* avec les boules nid à l'intérieur de la chambre de ponte, ou on montre les cleptoparasites (*) qui utilisent une des masses fécales laisses para la femelle dedans le nid.
- Figure 63.** Volcan de La Malinche : (a) boules-nids de *C. armatus* trouvé dans un nid à la fin d'une galerie ; (b).individu du *C. armatus* dedans son boule ; (c) masse de excrément dedans une galerie du *C. armatus*, avec des Aphodinae à l'intérieure ; (d) *C. bolivari* trouvé avec Collecte directe en dessous excrément bovine.
- Figure 64.** Distribution des espèces du groupe *undulans*, dans le carré *O. bolivari* dans la partie orientale du SVT (Malinche et El Pinal).
- Figure 65.** Analyse en Composant Principal, entre les espèces des coléoptères coprophages et quelques variables environnementaux.
- Figure 66.** Graphique avec les abondances et richesses par versant et par Montagne.
- Figure 67.** Graphiques d'abondance et richesse par altitude, pour les 4 montagnes de notre étude.

Liste des Tableaux

Tableau 1. Caractéristiques générales de chaque site échantillonné.

Tableau 2. Espèces de Scarabéides coprophages échantillonnées dans les quatre massifs volcaniques principaux et dans les massifs volcaniques à proximité.

Tableau 3. Valeurs de la diversité beta et gamma des trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) calculées par paires entre les quatre montagnes étudiées et pour l'ensemble du paysage (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra).

Tableau 4. Valeurs de beta pour les trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) entre les cotes altitudinales des quatre montagnes étudiées (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra).

Tableau 5. Valeurs de beta des trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) entre les versants des quatre montagnes étudiées (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra).

Tableau 6. Liste des Aphodiinae présents dans la ZTM et résumé de leurs affinités biogéographiques.

Tableau 7. Affinités biogéographiques des Scarabaeinae présents dans la ZTM.

Tableau 8. Affinités biogéographiques des espèces de Geotrupinae présentes dans la ZTM

Tableau 9. Abondances des espèces par montagne et versant.

Tableau 10. Présence des espèces pholéophiles dans les quatre montagnes de notre zone d'étude.

Tableau 11. Espèces cleptoparasites avec identification de leurs hôtes au Pico de Orizaba et à la Malinche.

Tableau 12. Phoriontes et leurs hôtes par localité

Tableau 13 Espèces de phoriontes de la famille de Macrochelidae trouvées au Mexique sur des bousiers

Liste des Annexes

Annexe 1. Abondances des espèces, par montagne, versant et altitude.

Annexe 2 Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari, Mesostigmata). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 119(3) : 363-380. Arriaga-Jiménez *et al.* 2014

Annexe 3 A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its affinities and distribution.. Arriaga-Jiménez, Moctezuma, Rossini, Zunino & Halffter (en révision, *Zootaxa*).

Annexe 4 Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R.D. *Insecta Mundi*, 0383: 1–9 (2014)

SOMMAIRE

Remerciements	I
Communications à des colloques, congrès et symposiums	V
Publications publiées ou soumises	VI
Liste des Figures	VII
Liste des Tableaux	X
Liste des Annexes	XI

Résumé/ Summary/Resumen **4**

1. Introduction **7**

2. La Zone de Transition Mexicaine (ZTM) **19**

2.1	La ZTM d'après Halffter et d'après Morrone	19
2.2	Le Mégamexique de Rzedowski	22
2.3	Les patrons de distribution des insectes dans la ZTM	23

3. Le Système Volcanique Transversal **31**

3.1	Description géographique de la région	31
3.2	Synthèse de l'histoire géologique du Système Volcanique Transversal (SVT)	31
3.3	Importance biogéographique du Système Volcanique Transversal (SVT)	33
3.4	Cadre physique et biogéographique de la zone d'étude	35
3.4.1	La Malinche (Matlalcueye)	37
3.4.2	La chaîne volcanique Citlaltépetl - Cofre de Perote	40
3.4.2.1	Pico de Orizaba (Citlaltépetl)	41
3.4.2.2	Sierra Negra (Atlitzin)	44
3.4.2.3	Cofre de Perote (Naucampatépetl)	46

4. Matériels et méthodes **54**

4.1	Les sites d'échantillonnage dans la ZTM	54
4.2	Techniques de collecte des insectes coprophages	58
4.2.1	Piégeages	58
4.2.2	Collecte directe	59
4.2.3	Excavation des nids de rongeurs	60
4.3	Analyse de la biodiversité	61
4.3.1	Courbes d'accumulation	62
4.3.2	Diversité alpha, beta et gamma	63

4.3.2.2 Diversités alpha, beta et gamma des différents niveaux	65
4.3.2.2.2 True diversity ($q=0$)	66
4.3.2.2.3 Entropie de Shannon ($q=1$)	66
4.3.2.2.4 Indice de Gini- Simpson ($q=2$)	67
4.3.3 Courbes rang – abondance	68
5. Résultats et discussion des analyses de diversité	69
5.1 Courbes d'accumulation	73
5.2 Diversité alpha ; beta et gamma ($q=0,1$ et 2)	75
5.2.1. Diversité alpha par montagne	76
5.2.2. Diversité par montagne et influence de l'altitude	77
5.2.3. Diversité par montagne et influence du versant (au vent et sous le vent)	79
5.3 Courbes rang – abondance	81
6. Analyse de la distribution géographique des espèces présentes dans la zone d'étude	88
6.1 Patrons de distribution des Scarabaeoidea dans la ZTM	88
6.2 Méthodes d'analyses de la distribution des espèces	89
6.3 Résultats et discussion de la distribution des espèces	91
6.3.1 Les Aphodiinae	92
6.3.1.1 Genre <i>Agrilinellus</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2008	93
6.3.1.2 Genre <i>Blackburneus</i> Schmidt 1913	93
6.3.1.3 Genre <i>Cephalocyclus</i> Dellacasa Gordon & Dellacasa 1998	94
6.3.1.4 Genre <i>Labarrus</i> Mulsant & Rey 1870	95
6.3.1.5 Genre <i>Neotrichonotulus</i> Dellacasa, Gordon & Dellacasa 2004	95
6.3.1.6. Genre <i>Gonaphodiellus</i> (sensus lato) Schmidt 1913	96
6.3.1.7 Genre <i>Trichonotuloides</i> Balthasar 1945	96
6.3.1.8 Genre <i>Oxyomus</i> Dejean 1833	97
6.3.1.9 Genre <i>Planolinellus</i> Dellacasa & Dellacasa 2005	97
6.3.1.10 Genre <i>Geomyphilus</i> (sensus lato) Gordon & Skelley 2007	98
6.3.1.11 Genre <i>Oscarinus</i> Gordon & Skelley 2007	98
6.3.1.12 Etablissement des cartes de distribution des Aphodiinae et calcul des tracés (tracks) individuels	99
6.3.2 Les Scarabaeinae	120
6.3.2.1 Genre <i>Copris</i> Geoffroy 1762	121
6.3.2.2 Tribu des Phanaeini	122
6.3.2.3 Genre <i>Onthophagus</i> Latreille 1802	123
6.3.2.4 Etablissement des cartes de distribution des Scarabaeinae et calcul des tracés (tracks) individuels	125
6.3.3 Les Geotrupinae	135

6.3.3.1 Genre <i>Ceratotrupes</i> Jekel 1866	137
6.3.3.2 Genre <i>Halffterius</i> Zunino 1984	138
6.3.3.3 Genre <i>Onthotrupes</i> Howden 1964	138
6.3.3.4 Etablissement des cartes de distribution des Geotrupinae et calcul des tracés (tracks) individuels	139
6.4 Discussion sur la distribution biogéographique des Aphodiinae, Scarabaeinae et Geotrupinae dans la ZTM	145
6.5. La colonisation horizontale vs la colonisation verticale	150
7. Relations intra- et inter- spécifiques, traits de vie de certaines espèces et précisions taxonomiques	161
7.1 Mutualisme entre rongeurs et bousiers	161
7.1.1 Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres au Cofre de Perote	164
7.1.2 Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres à La Malinche	165
7.1.3 Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres à la Sierra Negra	166
7.1.4 Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres au Pico de Orizaba	168
7.1.5 Premières idées sur la phylogéographie de <i>Geomyphilus pierai</i> et <i>G. barrerai</i> (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) dans les montagnes mexicaines.	170
7.2 Cleptoparasitisme : des relations de concurrence bousier- bousier	183
7.2.1 Cas de cleptoparasitisme observés au Pico de Orizaba	183
7.2.2 Cas de cleptoparasitisme observés à la Malinche	185
7.3 Relations de phorésie entre bousiers et acariens	187
7.4 Description de nouvelles espèces d'insectes coprophages dans la partie Est du SVT	191
7.4.1 Découverte d' <i>Onthophagus bolivari</i> , une nouvelle espèce de la ZTM	191
7.4.2 Découverte de <i>Trichonotuloides alfonsinae</i> et <i>T. hansferyi</i> , deux nouveaux Aphodius de la ZTM	193
8. Analyse des facteurs écologiques impliqués dans la distribution des coléoptères copro-nécrophages dans la partie orientale du Système Volcanique Transversal (SVT)	196
9. Conclusions: explication dynamique de la distribution géographique des coléoptères copro-nécrophages dans la partie orientale du SVT	202
10. Bibliographie générale	210
11. Annexes 1 à 4	229 et suivantes

Résumé

La faune des bousiers des hautes montagnes du Mexique a été encore très peu étudiée. Des travaux ponctuels avaient été réalisés pour certaines montagnes, mais une analyse approfondie et simultanée de plusieurs massifs montagneux n'avait jamais été faite auparavant, en particulier avec une double approche, écologique et historique. Les chaînes montagneuses sont des systèmes extrêmement favorables pour analyser les influences biogéographiques et les interactions écologiques dans les assemblages d'espèces. L'objectif de cette thèse est de décrire et d'analyser la distribution et la richesse des Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae de quatre massifs volcaniques dans la partie Est du Système Volcanique Transversal (SVT), qui se trouve dans la Zone de Transition Mexicaine (ZTM). Les zones de transition sont des régions remarquables où différentes lignées évolutives coexistent. Les montagnes échantillonnées sont La Malinche, le Cofre de Perote, le Pico de Orizaba et la Sierra Negra. Il s'agit de volcans situés dans la partie Est du SVT. La Malinche est séparée des trois autres volcans, lesquels présentent une certaine connectivité entre eux. L'importance de notre travail est basée sur le fait qu'il s'agit aussi du premier échantillonnage systématique effectué simultanément au Pico de Orizaba, à la Sierra Negra et à La Malinche, assorti d'une approche écologique et biogéographique. Pour chaque massif, nous avons utilisé trois techniques complémentaires d'échantillonnage : pièges appâtés avec des excréments, une collecte directe dans les stations et l'excavation des terriers des gauphres (rongeurs) pour y trouver les coléoptères associés à leurs déjections. Pour chaque volcan l'échantillonnage a été conduit à deux niveaux d'altitude, aux environ de 2800 m et à environ 3400 m, en prenant en compte les deux versants de chaque montagne, au vent (humide) et sous le vent (sec). L'échantillonnage a été réalisé durant trois années consécutives (2011 à 2013), pendant la saison des pluies (juin, juillet, août). Après la collecte et l'identification des coléoptères, nous avons comparé les affinités biogéographiques des communautés de bousiers de chaque massif. Les différences de composition et d'abondance ont montré que les affinités néarctiques, paléoaméricaines et mésoaméricaines de montagne prédominent dans ces massifs. L'abondance et la richesse étaient maximales aux altitudes moyennes et sur les versants au vent. La colonisation horizontale par les espèces est prédominante pour ces volcans. Plusieurs espèces nouvelles pour la science ont été découvertes grâce à ce travail : trois coléoptères coprophages (un *Onthophagus* et deux *Aphodius*), ainsi que six espèces nouvelles d'acaréens phorétiques. D'une manière générale, les espèces montagnardes ont une dispersion en suivant les chaînes de montagnes ou l'Altiplano (Haut Plateau). Les espèces d'origine néotropicale présentent une distribution plus large et se trouvent plutôt à plus basse altitude. Quelques espèces avec des affinités pour le Haut Plateau se retrouvent à La Malinche sur le versant sous le vent et à une altitude moyenne. Les résultats ont permis de mieux définir la répartition des genres néarctiques, paléoaméricains et mésoaméricains de montagne dans le SVT, principalement pour les Aphodiinae. Ce travail constitue une base solide pour la connaissance de la distribution de cette faune dans ces massifs montagneux qui n'avaient jamais été étudiés en profondeur au Mexique.

Mots clés : Scarabaeoidea, bousiers, Mexique, faune néarctique, paléoaméricaine et mésoaméricaine, Système Volcanique Transversal.

Summary

High mountains' dung beetles fauna was still little studied. Punctual works have been done for some mountains, but a deep and simultaneous analysis that includes several mountains has never been done before, especially with a dual approach, ecological and historical. Mountain ranges are extremely favorable systems to analyze biogeographic influences and ecological interactions in species assemblages. This thesis objective is to describe and analyze the richness and distribution of Scarabaeinae, Geotrupinae and Aphodiinae of four volcanoes in the eastern part of the Trans-Mexican Volcanic Belt (TMVB), located in the Mexican Transition Zone (MTZ). Transition zones are remarkable regions where different evolutionary lineages coexist. Sampled mountains are La Malinche, Cofre de PEROTE, Pico de Orizaba and Sierra Negra. These volcanoes are located in the Eastern part of the TMVB. Malinche is separated from the other three mountains which have certain connectivity between them. The importance of our work is based on the fact that it is the first systematic and simultaneous sampling performed at Pico de Orizaba, Sierra Negra and La Malinche, with both an ecological and biogeographic approach. For each mountain, we used three complementary sampling techniques, baited traps with feces, direct collection at each of the stations, and excavation of pocket gopher's burrows, to find the dung beetles associated with their droppings. For each mountain, the sampling was conducted at two altitude levels, one about 2800 meters and another one of about 3400 meters, taking into account both sides of each mountain, windward (wet) and leeward (dry). Sampling was conducted during rainy season (June to August) for three consecutive years (2011-2013). After the collection and identification of beetles, the biogeographic affinities of the dung beetles' communities of each mountain were compared. The differences in composition and abundance showed that the predominant pattern affinities are the Nearctic, Mountain Paleomaerican and Mountain Mesoamerican patterns. Abundance and richness was higher in the middle elevations and in the windward side. Horizontal colonization is predominant in these four volcanoes. Three new dung beetles' species for science were discovered thanks to this work (one Onthophagus and two Aphodiinae) as well as six phoretic mite new species. In general, montane species have a dispersion following the mountain ranges or the high lands of the High Plateau. Species with a Neotropical affinity were found to have a wider distribution and found instead at the low altitude range. The High Plateau affinity species were found mainly at the leeward side and at the lower altitude range in La Malinche. These results have helped to define the distribution of Nearctic, Montane Paleoamerican and Montane Mesoamerican genera in the SVT, mainly for Aphodiinae. This work provides a solid basis of knowledge of the distribution of this fauna in these four mountains, which had never been studied extensively in Mexico.

Key words: Scarabaeoidea, dung beetles, Mexico, nearctic, paleoamerican and mesoamerican fauna, Trans- Mexican Volcanic Belt.

Resumen

La fauna de escarabajos coprófagos de alta montaña, ha sido poco estudiada. Trabajos puntuales se han realizado para algunas montañas, pero un análisis profundo y simultáneo de varios masivos montañosos no se ha realizado antes, en particular utilizando una aproximación doble, ecológica e histórica. Las cadenas montañosas son sistemas extremadamente favorables para analizar las influencias biogeográficas y las interacciones ecológicas dentro de un ensamble de especies: El objetivo de esta tesis, es describir y analizar la distribución y la riqueza de Scarabaeinae, Geotrupinae y Aphodiinae en cuatro masivos volcánicos de la parte Este del Sistema Volcánico Transversal, que se encuentra dentro de la Zona de Transición Mexicana (ZTM). Las zonas de transición son regiones remarcables donde diferentes líneas evolutivas coexisten. Las montañas muestreadas son: La Malinche, el Cofre de Perote, el Pico de Orizaba y la Sierra Negra. Se trata de volcanes situados en la parte este del SVT. La Malinche está separada de los otros tres volcanes, que presentan cierta conectividad entre ellos. La importancia de nuestro trabajo se basa en el hecho de que se trata del primer muestreo sistemático, realizado simultáneamente en el Pico de Orizaba, la Sierra Negra y la Malinche, con una aproximación ecológica y biogeográfica. Para cada montaña; se utilizaron tres técnicas complementarias de muestreo: trampas cebadas con excremento, colecta directa dentro de las estaciones y una excavación de los nidos de tuza (roedores) para encontrar los coleópteros asociados a sus deyecciones. Para cada volcán el muestreo se realizó a dos niveles altitudinales, uno de aproximadamente 2800 msnm y otro a aproximadamente 3400 msnm, tomando en cuenta los dos lados de cada montaña, barlovento (húmedo) y sotavento (seco). El muestreo fue realizado durante tres años consecutivos (2011-2013), durante la temporada de lluvias (junio, julio y agosto). Después de la colecta e identificación de los coleópteros, se compararon las afinidades biogeográficas de las comunidades de coprófagos de cada montaña. Las diferencias en la composición y abundancia mostraron que las afinidades neártica, paleoamericana y mesoamericana de montaña son las predominantes en estos masivos: La abundancia y riqueza tuvieron sus máximos en altitudes medias del lado húmedo. Varias especies nuevas para la ciencia fueron descubiertas gracias a este trabajo: tres escarabajos coprófagos (un *Onthophagus* y dos *Aphodius*), así como seis especies nuevas de ácaros foréticos. De manera general, las especies de montaña siguen una dispersión siguiendo las cadenas montañosas o el Altiplano Mexicano. Las especies de origen Neotropical presentan una distribución más larga y se encuentran principalmente en las altitudes bajas. Algunas especies con afinidad del Altiplano se encuentran en el lado sotavento de la Malinche a altitudes medias. Los resultados permiten definir mejor la repartición de los géneros neárticos, paleoamericanos y mesoamericanos de montaña en el SVT, principalmente para los Aphodiinae. Este trabajo constituye una base sólida para el conocimiento de la distribución de esta fauna en masivos montañosos que no han sido estudiados a profundidad en México.

Palabras clave: Scarabaeoidea, escarabajos copronecrófagos, México, fauna neártica, paleoamericana y mesoamericana, Sistema Volcánico Transversal.

1. Introduction

Of these three essential factors, space might be said to be one with which biogeography is primarily concerned. However space necessarily interplays with time and form, therefore the three factors are as one of biogeographic concern. L. Croizat

La Biogéographie est une science qui tente de décrire et comprendre les schémas spatiaux de la biodiversité (Schafer 1997; Brown & Lomolino 1998). Elle essaie d'expliquer pourquoi les organismes vivants présentent une certaine forme de distribution, comment ils sont arrivés là, quelles sont les conditions qui leurs permettent de survivre là où on les trouve et les facteurs qui fixent les limites d'une distribution. Parmi l'ensemble des questions auxquelles la biogéographie cherche à répondre, il y a une question clé qui est de connaître quels sont les facteurs déterminants qui peuvent limiter une distribution (Kohlmann & Wilkinson 2003). Parmi les plus communément étudiés un certain nombre de facteurs limitants (abiotiques et/ou biotiques) ont été proposés, comme la température, le régime des précipitations, la lumière (en particulier la photopériode), les types de sol, les facteurs géographiques et topographiques, la compétition interspécifique, la prédation, les capacités de dispersion (Rapoport 1975, 1982; Müller 1977, 1981; Blondel 1995, Brown & Lomolino 1998; Krebs 2001). Ces facteurs peuvent constituer des obstacles à la dispersion et participer à établir les limites de distribution des espèces. Si un grand nombre d'espèces répondent d'une manière similaire aux mêmes facteurs, la superposition des limites de leurs aires de distribution pourront représenter les frontières de ce que l'on appelle des provinces, des sous-régions ou des régions biogéographiques (Kohlmann & Wilkinson 2003). La composante historique et évolutive, à la fois du biote et du continent, constitue la base sur laquelle les facteurs écologiques agissent. Une biogéographie dynamique mélange ainsi le passé avec les facteurs actuels.

La biogéographie est une science intégrative. Elle rassemble des concepts et informations provenant de l'écologie, de la biologie évolutive, de la géologie et la géographie physique (Dansereau 1957). Les théories scientifiques qui sous-tendent cette discipline sont issues des travaux d'Alexander von Humboldt (1769-1859), Hewett Cottrell Watson (1804-1881), Alphonse de Candolle (1806-1893), Alfred Russel Wallace (1823-1913), Philip Lutley Sclater (1829-1913) pour ne citer que les plus anciens et les plus connus, tous biologistes et explorateurs. L'occurrence de différentes espèces et de taxons supra-spécifiques dans des zones géographiques particulières (loi de Buffon) a été notée dès le début des études sur la distribution des organismes, au moins depuis le 18ème siècle (Crisci *et al.* 2006). La répartition des espèces est sous le contrôle de très nombreux facteurs comme les conditions édapho-climatiques, la répartition des continents, auxquelles il faut ajouter des facteurs évolutifs et historiques. Les espèces sont capables de s'adapter à des environnements hétérogènes mais géographiquement prévisibles. Très tôt on s'est interrogé sur les causes de la répartition des êtres vivants, tandis que progressivement se sont dessinés les contours d'une biogéographie moderne qui allie l'analyse de l'histoire des peuplements et l'histoire géologique de la surface du globe (biogéographie historique), associée à des études génétiques effectuées sur des marqueurs neutres des génomes à hérédité monoparentale qui permettent de retracer des routes de migration des grandes familles (Blondel 1995). Ces approches permettent de mieux tracer le trajet des espèces, en regard avec le rôle des événements historiques et géologiques.

La restriction des espèces végétales et animales à des domaines particuliers du monde a permis aux biogéographes et écologistes de les diviser en différentes unités aux caractéristiques environnementales similaires mais isolées géographiquement (Sclater 1858 ; Wallace 1876 ; Engler 1882 ; Takhtajan 1986 ; Moreira-Muñoz 2007 ; Holt *et al.* 2013 ; Morrone 2014). On constate des similitudes dans la composition taxonomique des peuplements dans des régions éloignées du monde, telles que des continents ou des îles séparés par des milliers de kilomètres d'océan. En conséquence, les naturalistes ont pris conscience qu'il y avait des biotes intermédiaires entre une zone et une autre plutôt que des lignes bien tranchées, mais sur les cartes ils ont représenté ces frontières entre les régions biotiques par des lignes. La complexité de ces limites est mise en évidence lorsqu'on compare, pour une même frontière, les propositions alternatives formulées par différents auteurs, avec des limites qui peuvent être différentes selon les groupes taxonomiques considérés, les limites tracées par un même auteur pouvant elles-mêmes différer selon les années en fonction de l'état d'avancement de ses propres travaux. Par exemple, le tracé de la « ligne de Wallace », qui sépare les régions Orientale et Australienne, a été modifié par Huxley (1868), par Lydekker (1896) et par Webber (1902), entre autres.

Les composantes biotiques ont été considérées comme les unités de base de la biogéographie évolutive (Morrone 2009). La congruence dans la répartition géographique des différents taxons est interprétée comme le produit d'une histoire évolutive commune, imposée par la vicariance d'un biote ancien qui a conduit à une évolution indépendante dans différents domaines. Il s'agit là de l'hypothèse principale de la biogéographie ou cladistique vicariante, qui postule que l'apparition d'obstacles isole simultanément la distribution de plusieurs taxons, produisant une histoire commune de différenciation (Ferro & Morrone 2014).

La panbiogéographie est une approche cartographique de la biogéographie. Les distributions d'un taxon ou d'un groupe de taxons sont transcrites sur des cartes ; les zones de distribution ou localités de collecte sont reliées par des lignes que l'on appelle « tracés » (ou parfois « traces » dans certains ouvrages, et « tracks » dans la littérature anglo-saxonne). Un tracé est une représentation spatiale de la répartition d'une espèce et il peut donner un aperçu des processus spatiaux qui ont généré cette distribution. Lorsque les tracés individuels sont superposés et qu'ils coïncident selon un critère déterminé (par exemple les lignes de base partagées ou des géométries de voies compatibles), les lignes résultantes qui en découlent sont considérées comme des tracés généralisés (ou pistes généralisées). Les tracés généralisés suggèrent la préexistence de biotes ancestraux qui par la suite ont été fragmentés par des changements tectoniques et / ou des variations du climat. La zone où deux ou plusieurs pistes généralisées se croisent est appelée nœud. Cela signifie que différents fragments biotiques et géologiques ancestraux en corrélation dans l'espace / temps, par suite de collisions de terrains, d'accostage, ou de suture, constituent alors une zone composite (Croizat 1958, 1964). Les traces généralisées et les zones d'endémisme peuvent permettre la proposition de régionalisations biogéographiques naturelles. Ces régionalisations peuvent amener à la documentation de configurations spatiales de la biodiversité et ensuite à la proposition de critères pour identifier des zones protégées (Escalante 2009). C'est en vertu de la restriction géographique (endémisme) de taxons différents dans des zones géographiques particulières qu'a émergé la notion de zones d'endémisme.

Par des analyses descriptives et explicatives de la répartition des êtres vivants, la biogéographie étudie les aspects spatiaux et spatio-temporels de la biodiversité (Zunino & Zullini

2003). La biogéographie historique, qui peut être définie comme l'analyse des relations entre la structure et l'histoire des peuplements d'une part, et l'histoire géologique de la surface du globe d'autre part, présente un ensemble d'hypothèses concernant la répartition des biotes et leur interprétation historique (Morrone 2006). Cependant, quelques zones de transition biogéographiques n'ont pas reçu la même attention conceptuelle que d'autres concepts en biogéographie. Darlington (1957) a mentionné l'existence de transitions entre des faunes régionales, déclarant que les zones de transition sont très complexes. Il a défini une zone de transition comme une zone où des éléments faunistiques se chevauchent, avec des soustractions dans les deux directions. Pielou (1992) a noté que les zones de transition ont tendance à avoir des biotes appauvris car une partie seulement des éléments de chaque région se trouve dans cette zone de transition. D'autres études, toutefois, ont démontré qu'au contraire certaines zones de transition sont extrêmement riches en espèces, comme l'est la Zone de Transition Mexicaine (Halffter 1987; Arita 1997; Ortega & Arita 1998).

Une condition nécessaire pour qu'une zone de transition biogéographique puisse exister est l'existence d'au moins deux composantes biotiques qui ont évolué indépendamment. Eventuellement, la barrière initiale peut s'atténuer et les deux zones précédemment isolées entrent en contact, ce qui conduit au mélange des deux composantes biotiques distinctes, avec une histoire, des distributions biogéographiques et des histoires évolutives différentes. Cette zone de transition est une zone géographique de chevauchement (Fig. 1), entre des composantes biotiques ou des ensembles de taxons qui partagent une répartition géographique similaire. Cette distribution est le produit d'une histoire évolutive commune (Ferro & Morrone 2014).

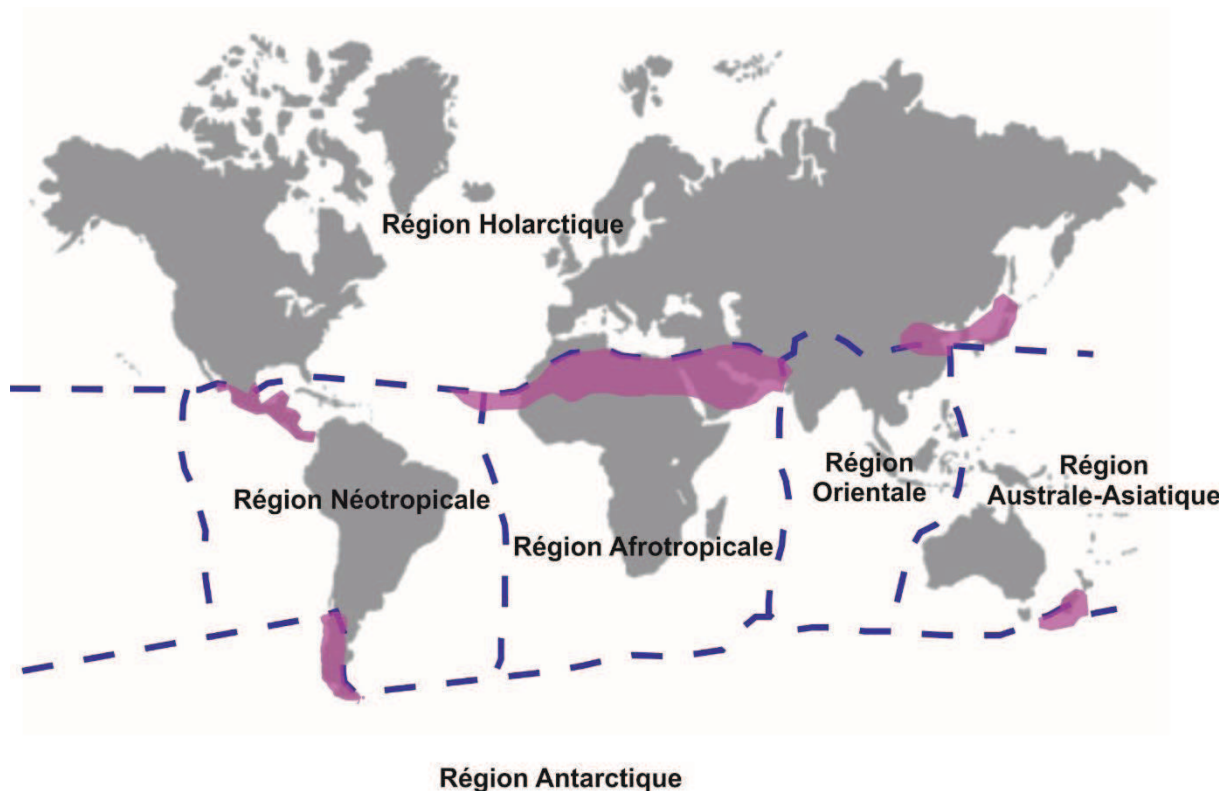


Figure 1. Régions Biogéographiques, avec les principales Zones de Transition (zones colorées) (d'après Zunino & Zullini 2003).

Dans toutes les zones de transition, des barrières partielles (sensu Darlington 1957) ou des filtres (sensu Simpson 1965) restreignent de façon différentielle la distribution de chaque élément biotique. La zone de transition est une zone où les conditions environnementales et les facteurs écologiques permettent à la fois le mélange et la co-occurrence des composants biotiques qui ont des origines géographiques différentes, mais ils peuvent limiter également leur répartition dans l'une ou l'autre direction. La restriction à la répartition de ces composants biotiques peut être un gradient environnemental fort ou des « lignes » d'habitats inappropriées (Glor & Warren 2010). Par exemple, des gradients environnementaux « tranchants ou pointus » peuvent exister dans les zones de transition associées à des chaînes de montagnes, comme c'est le cas pour la Zone de Transition Mexicaine ou certaines parties des régions Orientale et Paléarctique. Mais il peut exister aussi des corridors d'habitats inappropriés, comme par exemple dans le cas de la Zone de transition Orientale australienne où, en plus des bras de mer qui séparent les différentes îles, il y a un gradient d'aridité entre les régions du Sundaland (région sous le nom francisé de Sوندeland, correspondant à l'ensemble biogéographique du sud de l'écozone indo-malaise, comptant entre autres la Péninsule malaise et une partie des Grandes îles de la Sonde) et la région de Papouasie (Mayr 1944). Dans les zones où convergent des biotes de deux régions différentes, et pour lesquels dans le passé il n'y a pas eu de barrières très efficaces pour les séparer, le phénomène de « transition » se produit avec la superposition d'éléments d'origines géographiques différentes. C'est la raison pour laquelle ces domaines (surtout s'il s'agit de zones de montagne) comprennent un nombre élevé d'espèces, y compris de nombreuses espèces endémiques. L'inverse se produit lorsque deux régions sont séparées par une grande surface où les conditions de vie sont particulièrement défavorables. Dans ces conditions apparaît une zone de « soustraction » caractérisée par un très petit nombre d'espèces

et d'individus. L'exemple le plus frappant est le Sahara, entre la région Paléarctique et la région Ethiopienne (Darlington 1957 ; Zunino & Zullini 2003 ; Halffter 2003 ; Halffter *et al.* 2008). Le désert du Sahara, par exemple, présente un gradient d'aridité qui a été supposé être une barrière plus forte que la mer Méditerranée pour les oiseaux passereaux (Rapoport 1975).

Quel que soit le type de phénomène physique ou environnemental limitant la distribution des espèces ou d'un élément biotique donné, le résultat se traduit par un changement plus ou moins brusque dans la composition en espèces des différents groupes taxonomiques. En termes de répartition actuelle, cela correspond à un changement dans les affinités biogéographiques des taxons concernés. Les barrières partielles ou des « filtres » n'affectent pas de la même façon toutes les espèces. Pour certaines d'entre elles, ils peuvent représenter des obstacles insurmontables ; à l'inverse d'autres espèces peuvent n'être même pas affectées, tandis que d'autres encore peuvent l'être à des degrés divers. Bien que des éléments physiques et environnementaux limitant la distribution des espèces soient susceptibles d'agir dans le monde entier, les zones de transition biogéographiques (considérées jusqu'à présent seulement entre les régions biogéographiques) sont présentes seulement dans quelques régions particulières du monde. Par conséquent, il existe des processus contingents géologiques et historiques qui sont impliqués dans la localisation de ces zones de transition (Ferro & Morrone 2014).

D'après Ferro et Morrone (2014), la position et l'amplitude d'une Zone de Transition sont le résultat d'interactions spatio-temporelles complexes entre des éléments climatiques et géomorphologiques contemporains et du passé. Les gradients environnementaux jouent un rôle important dans le maintien de l'isolement entre les biotes. Ils agissent comme des barrières écologiques qui limitent la propagation d'une espèce, au cours des périodes évolutives, même sans la présence d'une barrière physiographique évidente (Endler 1977). Ces processus ne sont manifestement pas mutuellement exclusifs et agissent conjointement.

Les espèces d'une zone de transition ne sont pas toutes affectées de la même manière par des barrières partielles, des filtres ou des obstacles à la dispersion. Ceci produit une zone de chevauchement avec la pénétration différentielle des taxons d'une région à une autre. Par conséquent, les zones de transition peuvent aussi bien être des zones étroites avec de fortes variations de la composition biotique que de grandes zones présentant des changements biotiques graduels sur toute leur longueur. Cela signifie qu'une zone de transition correspond à une zone avec un gradient de changements biotiques (Ferro & Morrone 2014).

Les zones de transition peuvent être détectées par la présence de nœuds panbiogéographiques, à savoir des zones où les différents tracés généralisés convergent (Morrone 2009). Tout en signalant les endroits où un mélange des composants biotiques se produisent, ces nœuds ne permettent pas de distinguer l'amplitude des zones de transition ; cependant, on les trouve généralement dans les provinces biogéographiques qui sont désignées comme de transition ou aux frontières entre des provinces différentes (Escalante, Rodriguez & Morrone 2004c ; Morrone & Marquez 2008).

Selon Sclater (1858), le Mexique se trouve ainsi à la frontière entre les régions néarctique et néotropicale, Wallace (1876) soulignant que le Mexique devait être considéré comme une sous-région de transition entre ces deux régions. La région néarctique couvre l'ensemble de l'Amérique du Nord et les îles au large de la Californie ; à l'opposé la région néotropicale s'étend depuis le nord de

la Patagonie jusqu'aux Andes, et se continue par l'Amazonie, l'Orénoque, les Caraïbes et l'Amérique centrale (Espinosa *et al.* 2008). La grande biodiversité du Mexique est due à l'existence d'un système complexe d'écosystèmes disposés en mosaïque qui engendrent une grande variété d'espèces animales et végétales. Leur distribution est le résultat d'une histoire géologique et climatique très complexe (Espinosa *et al.* 2008).

La géographie physique du Mexique résulte de la confrontation de cinq plaques tectoniques : Amérique du Nord, Pacifique, Rivera, Cocos et Caraïbes (Fig. 2). L'action conjointe de ces plaques a donné lieu à la formation : (1) de cordillères par plissement (Sierra Madre Orientale, Sierra Madre du Sud) ou par volcanisme (Sierra Madre Occidentale, Système Volcanique Transversal (SVT)) ; (2) de plateaux (Haut Plateau central) ; et (3) de dépressions (Balsas et Chiapas) qui se sont retrouvées coincées entre les principales cordillères (Ortega *et al.* 2000). Les tendances climatiques générales du pays sont modifiées par le relief, avec pour toutes les cordillères un côté au vent (humide) par opposition au côté sous le vent (sec) (Mosiño 1974).

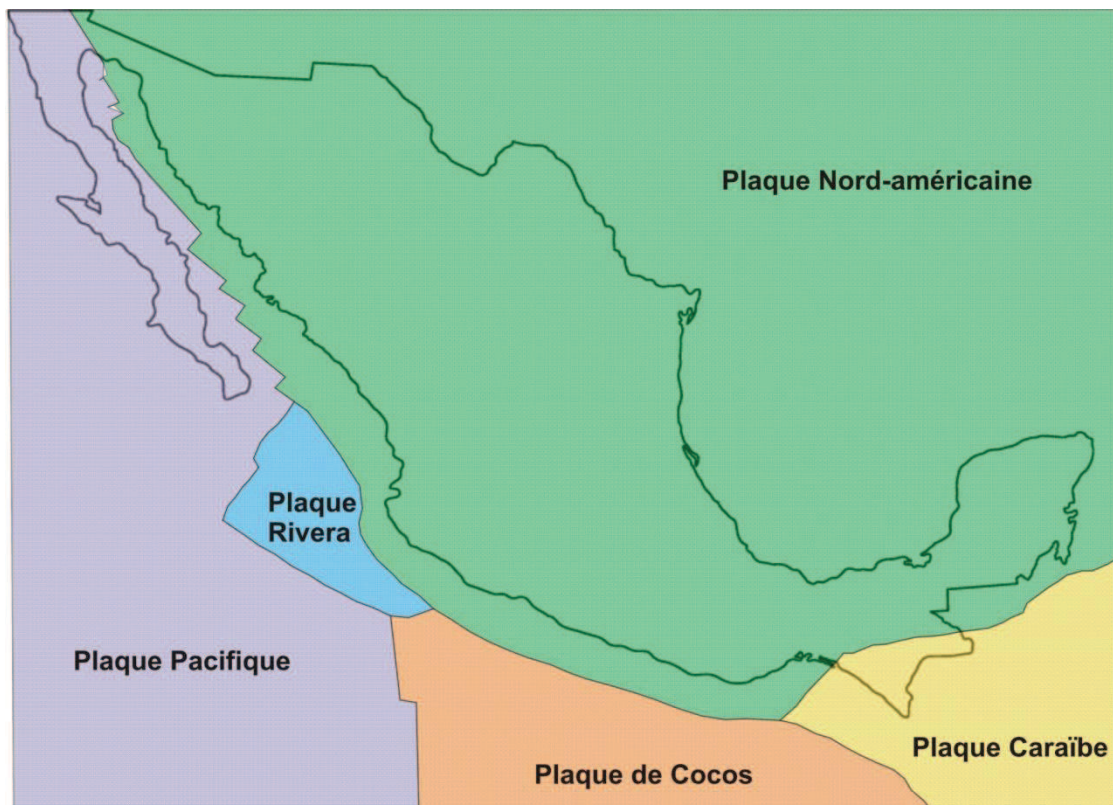


Figure 2. Confrontation des cinq plaques tectoniques au Mexique. Carte du Service Sismologique National (Corona et Benavides 2012), modifié.

Le patron géographique d'hétérogénéité environnementale détermine en partie les patrons géographiques de distribution de la richesse spécifique, ce qui explique pourquoi le Mexique comprend des biotes aussi différents (Espinosa *et al.* 2008). En écologie, un biote est l'ensemble des organismes vivants (faune, flore, champignons ainsi que les micro-organismes) présents dans un habitat (naturel, semi-naturel) ou biotope particulier, ou un lieu ou une région précise. Il y a deux explications complémentaires sur l'origine de la flore et de la faune du Mexique. La première prend en compte les invasions ou les expansions de groupes de plantes et d'animaux au cours des

différentes périodes géologiques, en provenance du nord et du sud. Ces expansions ont convergé dans les différentes régions du pays, avec pour conséquence une augmentation du nombre d'espèces. La deuxième explication rajoute à ces phénomènes la participation d'événements géologiques et paléoclimatiques qui ont contribué à fragmenter la répartition ancienne des espèces, permettant la formation et la diversification de nombreuses espèces nouvelles qui ont évolué *in situ*. Cette diversité est géographiquement hétérogène (Espinosa *et al.* 2008).

La répartition des espèces n'est pas aléatoire, elle suit des patrons qui répondent à différents facteurs, soit du présent soit du passé. La distribution de chaque espèce est déterminée par son adaptation à l'environnement, mais aussi par son histoire évolutive. La richesse en espèces des grands groupes de flore et de faune du Mexique suit un patron géographique qui montre une concentration plus forte des espèces dans les zones ayant une plus grande complexité géologique et écologique. Une autre explication à cette grande diversité spécifique correspond à ce qu'on appelle le « modèle de refuges du Pléistocène », où la spéciation et la répartition évoluent en même temps. Les fluctuations climatiques ont pu agir comme des générateurs d'espèces au Mexique, l'alternance d'épisodes climatiques "humidité - sécheresse" et "chaleur - froid" ayant permis la fragmentation de la distribution des espèces (Toledo 1982 ; Wendt 1993).

La biogéographie historique du Mexique est particulièrement complexe du fait de la confrontation entre la région néarctique et la région néotropicale. Le nord du Mexique, le Haut Plateau central et les montagnes qui l'entourent appartiennent à la région néarctique, tandis que les plaines tropicales et la péninsule du Yucatan sont à rattacher à la région néotropicale. Le Mexique reflète également les contacts entre ces deux grandes régions, avec pour conséquence des possibilités d'extension des biotes, ainsi que leur évolution. Cette évolution a pu se produire soit par isolement pendant des périodes géologiques qui n'ont pas permis le contact entre eux, soit avec la formation de lignées indigènes formées séparément par isolement. Ces échanges sont la principale raison de la richesse biologique exceptionnelle du Mexique (Halffter 1987). Les échanges entre le nord et le sud ont varié en fonction de la période géologique, la distribution actuelle de chaque groupe taxonomique au Mexique étant différente selon le moment de son apparition dans le pays. Par exemple, le cadre géographique et écologique est complètement différent pour les diverses familles d'insectes (initiales au Crétacé) par comparaison avec les mammifères qui sont apparus au milieu du Cénozoïque (Oligocène - Miocène).

Grisebach (1876) a proposé une division horizontale du Mexique en trois régions, basée sur le relief. Cette subdivision reconnaît ainsi un Haut Plateau (le Haut Plateau du Mexique) et deux versants, l'un atlantique (principalement la Sierra Madre Orientale) et l'autre pacifique (Sierras Madre Occidentale et du Sud, et le Système Volcanique Transversal). Cette classification correspond, mais d'une manière différente, à la distinction de Ramirez (1899) qui a distingué une région chaude (formée par les régions côtières), une région tempérée (comprenant les deux versants) et une région froide (représentée par le Haut Plateau central).

Objectifs de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif général de cette thèse est de décrire la distribution et la richesse des coléoptères coprophages dans quatre hautes montagnes de la région orientale du Système Volcanique Transversal, plus particulièrement dans la Zone de Transition Mexicaine (ZTM). Il s'agit des massifs montagneux volcaniques suivants : la Malinche, le Cofre de Perote, le Pico de Orizaba et la Sierra Negra.

Pour y parvenir, nous allons commencer par déterminer la distribution des genres néarctiques, ceux d'origine ancienne (par exemple *Onthophagus*, *Copris* et certains *Geotrupini*), et ceux d'origine moderne (par exemple les autres *Geotrupini*) dans ces montagnes. Ensuite nous allons décrire la diversité alpha de chacune des montagnes, pour les comparer entre elles afin d'identifier les différences et les affinités, et voir si ces différences sont dues à des facteurs historiques ou écologiques. Cette comparaison nous amènera à décrire les changements dans la composition des espèces (diversité bêta) entre toutes ces montagnes, notamment entre celles qui présentent une certaine connectivité entre elles (Cofre de Perote, Sierra Negra et Pico de Orizaba), par comparaison avec un volcan isolé (La Malinche) que l'on pourrait qualifier d'île continentale. Puis, la description des facteurs déterminant des patrons biogéographiques de distribution des coléoptères dans les hautes montagnes permettra d'expliquer leur distribution actuelle et potentielle, en tenant compte de l'histoire de cette région et de l'évolution de ces espèces. Afin d'identifier les patrons de distribution des espèces présentes sur ces volcans, nous nous appuierons sur les tracés individuels de chacune d'entre elles pour ensuite rechercher les tracés généralisés. L'ensemble des tracés permettra de tenter de donner des éléments explicatifs à la réponse des espèces aux changements historiques et évolutifs subis. Ensuite, on discutera les relations intra et interspécifiques trouvées chez les bousiers dans notre site d'étude. Finalement une analyse des facteurs écologiques sera réalisée pour pouvoir expliquer la dynamique de la distribution des coléoptères coprophages dans la partie orientale du SVT.

Notre hypothèse est que, parmi les trois massifs contigus, il devrait y avoir plus d'espèces en commun ainsi que des communautés plus proches les unes des autres par rapport à la Malinche qui est un massif isolé avec toutes les caractéristiques d'une île continentale, séparé des autres massifs par un haut plateau aride (le Haut Plateau Mexicain ou Altiplano Mexicano). Nous nous demanderons s'il y a vraiment une insularité terrestre de ces montagnes qui a conduit à une spéciation ou à une différenciation entre les espèces présentes sur chacun de ces volcans. Pour identifier si l'isolement a été suffisant pour permettre une spéciation, notamment pour les espèces de bousiers étroitement liées à certaines espèces de mammifères (cas des espèces pholéophiles vivant à l'intérieur des nids de rongeurs de la famille des Geomyidae), nous avons utilisé des outils de la biologie moléculaire pour mesurer les distances entre espèces.

Une de nos hypothèses de départ est que la faune d'origine néarctique devrait se retrouver aux niveaux altitudinaux les plus hauts (jusqu'à au moins 3500 mètres), mais avec une abondance faible car les conditions environnementales y sont contraignantes ; à l'inverse une altitude plus basse (2700 mètres) devrait conduire à une abondance plus grande et à la présence de quelques espèces d'origine néotropicale ou originaires du Haut Plateau. Le côté au vent des volcans, qui est plus

humide, devrait abriter une faune plus abondante, tandis que les volcans dont les pentes sont proches des plaines tropicales devraient abriter plus d'espèces d'origine néotropicale.

Notre travail devrait contribuer à une meilleure connaissance de la faune des coléoptères coprophages des montagnes du Système Volcanique Transversal (SVT). En même temps, il devrait aider à mieux définir la répartition des genres néarctiques le long du SVT, en constituant une base solide pour la connaissance de la distribution de la faune de haute montagne. Cette connaissance de l'entomofaune de ces massifs qui sont peu ou n'ont pas encore été étudiés (La Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra) doit apporter des données nouvelles utiles dans le cadre des inventaires biologiques du Mexique, tandis que les informations biologiques recueillies pendant le travail de terrain affinent la connaissance que l'on a des espèces. Nous utiliserons une méthodologie d'échantillonnage originale dite à « fenêtres », déjà testée précédemment (Arriaga *et al.* 2012), qui permet d'évaluer la diversité dans des paysages avec un certain degré d'hétérogénéité environnementale, comme c'est le cas pour tous ces volcans.

Bibliographie

- Arita HT. (1997) The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity Conservation*, 6: 787–795.
- Arriaga A., Halfpeter G., Moreno C. (2012) Biogeographical affinities and species richness of copro-necrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2): 519-529.
- Blondel J. (1995) *Biogéographie, approche écologique et évolutive*, édition Masson. Paris, 297 p.
- Brown J. H. & Lomolino M.K. (1998) *Biogeography*, 2nd éd., Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 691 p.
- Crisci J.V., Sala O.E., Katinas L., Posadas P. (2006) Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, 19: 1–10.
- Corona Esquivel R & Benavides Muñoz M.E. (2012) *Principales efectos causados por el sismo del 20 de marzo de 2012 en la costa de los Estados de Guerrero y Oaxaca, México*. Sistema Tectónico Nacional, UNAM. México.
- Croizat L. (1958) *Panbiogeography*. Vols 1, 2a, 2b. Published by the author, Caracas.
- Croizat L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Dansereau P. (1957) *Biogeography: an ecological perspective*. The Ronald Press Co. New York, XIII, 394 pp.
- Darlington PJ Jr. (1957) *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York: John Wiley & Sons.
- Endler J.A. (1977) *Geographic variation, speciation and clines*. Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press
- Engler A. (1882) Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. Vol. 2. Die extratropischen Gebiete der Südlichen Hemisphäre und die Tropischen Gebiete. Leipzig: Verlag von W. Engelmann.
- Escalante T. (2009) Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 551– 560.
- Espinosa D., S. Ocegueda et al. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol.1; Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, pp. 33-65.
- Ferro I., Morrone J.J. (2014) Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1), 1-12.
- Glor R.E., Warren D. (2010) Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution*, 65: 673–683.
- Grisebach A. (1876) *La vegetación del dominio mexicano*, en Ramírez J. (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento. México.
- Halfpeter G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halfpeter G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. In: J.J. Morrone & J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, pp. 87-97.
- Halfpeter G., Llorente-Bousquets J., Morrone, J.J. (2008) La perspectiva biogeográfica histórica. Pp. 67-86. In: *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*, CONABIO, México, D.F.

- Holt B.G., Lessard J.P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.H., Graham C.H., Graves G.R., Jønsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldsø R.J., Rahbek C. (2013) An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339: 74–78.
- Huxley T.H. (1868) On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868: 296–319.
- Kohlmann B. & Wilkinson J. (2003) *Fronteras biogeográficas: coincidencia entre factores climáticos, topográficos, geológicos e históricos. Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 221-226.
- Krebs C. J. (2001) *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco, 38 p.
- Lydekker R. (1896) *A geographical history of mammals*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr E. (1944) Wallace's Line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology*, 19: 1–14.
- Moreira-Muñoz A. (2007) The Austral floristic realm revisited. *Journal of Biogeography*, 34: 1649–1660.
- Morrone J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.
- Morrone J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782: 1–110.
- Mosiño P.A. (1974) Los climas de la República Mexicana, en Czerna Z., Mosiño P.A., Benassini O., *El escenario geográfico. Introducción ecológica*. SEP-INAH, México, pp. 57-172.
- Müller P. (1977) *Tiergeographie*. Teubner Studienbücher, Stuttgart.
- Müller P. (1981) *Arealssysteme und Biogeographie*. Eugen Ulmer GmbH & Co. Stuttgart.
- Ortega J., Arita H.T. (1998) Neotropical–Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79: 772–783.
- Ortega F., Sedlock R.L., Speed R. C. (2000) Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, pp. 3-59. In: Llorente J., González E., Papavero N. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. II. U.N.A.M.-CONABIO, México, ..
- Pielou E.C. (1979) *Biogeography*. John Wiley, New York.
- Ramírez J. (1899). *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento. México.
- Rapoport E. H. (1975) *Aerografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rapoport E. H. (1982) *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- Schäfer A. (1997) *Biogeographie der Binnengewässer*. Teubner Studienbücher der Geographie. Teubner, Stuttgart.
- Sclater P.L. (1858) On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology*, 2: 130-145.
- Simpson G.G. (1965) *The geography of evolution*. Philadelphia: Chilton.
- Takhtajan A. (1986). *Floristic regions of the world*. Berkeley: University of California Press.

- Toledo V.M. (1982) Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico, pp. 93-111. In: Prance G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Wallace A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. London: Macmillan. Vol.2.
- Weber M. (1902) *Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt*. Jena: stav Fischer.
- Wendt T. (1993) Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic Slope rain forests, pp. 595-680. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. (eds.), *Biological Diversity of México. Origins and distributions*. Oxford University Press, New York.
- Zunino M., Zullini A. (2003) *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.

2. La Zone du Transition Mexicaine (ZTM)

(América es) La tierra donde la gente encuentra lo que había perdido. Günter Grass

2.1. La ZTM d'après Halffter et d'après Morrone

Une zone de transition est une zone de mélange d'espèces d'origines différentes. C'est en même temps une partie intégrante de chaque région, avec la pénétration différentielle des composantes biotiques d'une région dans l'autre (Ferro & Morrone 2014). La largeur d'une zone de transition peut dépendre des critères de l'auteur qui la décrit. Par exemple Wallace (1876) a considéré des sous-régions entières comme des zones de transition entre des régions biogéographiques. Malgré cela, la frontière d'une unité biogéographique de transition donnée est généralement établie comme le limite de cette région biogéographique. Les premières références faites à la Zone de Transition Mexicaine remontent à Heilprin (1887) et Dugès (1902). Egalement, Hoffman (1936) a noté la présence d'insectes des deux origines (néarctique et néotropicale) au Mexique, tandis que Darlington (1957) l'a nommée pour la première fois comme Zone de transition de l'Amérique centrale et du Mexique. Halffter (1962) a formulé par la suite une théorie cohérente qui explique comment les ensembles de taxons qui ont évolué dans des zones géographiques différentes se sont assemblés dans la Zone de Transition Mexicaine.

La Zone de Transition Mexicaine (ZTM) correspond à une zone imbriquée où se chevauchent des éléments de flore et de faune d'origines néarctique et néotropicale (Fig. 3). Elle va du sud et sud-ouest des États-Unis jusqu'au Mexique jusqu'à une grande partie de l'Amérique centrale jusqu'aux plaines du sud du Nicaragua. La ZTM a fait l'objet de nombreux travaux, notamment de la part d'Halffter (1974, 1976, 1987, 2003 ; Halffter *et al.* 2008). La ZTM, plutôt que de se traduire par une limite biogéographique forte, correspond plutôt à une immense zone de chevauchement qui date du rétablissement de la connexion terrestre entre les deux Amériques par le pont du Panama, il y a 3,5 millions d'années, où chaque type de lignée s'est répandu selon les conditions géographiques et écologiques qui lui ont été le plus appropriées. Cette théorie a été développée progressivement, en suivant les idées initialement formulées par Halffter en 1962, et clarifiées et précisées par lui-même et d'autres auteurs.

En termes très généraux on peut distinguer, tant pour les éléments venant du nord que pour ceux originaires du sud, une expansion ancienne qui s'achève au Plio-Pléistocène et une expansion moderne qui va du Pléistocène à nos jours et qui est toujours en cours (Kohlmann & Halffter 1990). L'expansion ancienne a conduit à d'importants processus évolutifs *in situ* pour laquelle, cependant, il est possible d'établir les affinités phylogénétiques du biote venant soit du nord soit du sud. Cette vaste Zone de Transition présente une physiographie très particulière, résultat de l'histoire géologique complexe qui a prévalu depuis le Cénozoïque moyen. Les biotes de différentes origines spatiales et temporelles se sont réunis après que chacun ait trouvé des voies d'expansion appropriées (les montagnes pour les uns, ou des corridors aux conditions tropicales pour les autres). Le fait que ces voies d'expansion présentent un arrangement nord-sud a été très important pour faciliter les déplacements faunistiques et floristiques face aux changements climatiques majeurs,

agissant en effet comme des corridors et non pas comme des barrières (Lobo & Halffter 2000). Il faut souligner également pour la ZTM l'énorme potentiel de différenciation allopatrique ou vicariante qui découle d'une topographie très complexe dans une zone tropicale.



Figure 3. Zone de Transition Mexicaine (ZTM), avec le chevauchement des Régions Néarctique et Néotropical.

L'origine biotique mixte des scénarios macro-géographiques de la ZTM a son équivalent altitudinal dans les montagnes de la région. Les niveaux supérieurs sont occupés par des lignées originaires du Nord ou ayant des affinités avec celles-ci, les parties basses étant occupées par des lignées d'affinité néotropical, avec dans la zone intermédiaire un mélange des deux avec une forte spéciation *in situ* (Halffter 1976, 1987; Llorente-Bosquets 1984 ; Zunino & Halffter 1988 ; Halffter *et al.* 1995 ; Lobo & Halffter 2000).

La ZTM n'est pas seulement influencée par les conditions géographiques et climatiques actuelles ; elle reflète aussi une histoire tectonique et biotique ancienne. Les massifs montagneux que l'on trouve actuellement dans cette région sont dus à une intense activité volcanique entre le Miocène et le Pléistocène. Cette activité volcanique a conduit à la formation et l'élévation du Système Volcanique Transversal (SVT), ainsi qu'à l'isolement du Haut Plateau mexicain. Ces deux phénomènes, d'une grande importance biogéographique, marquent la division entre les distributions anciennes et modernes. Ces dernières se sont ajustées à des conditions géographiques similaires à celles qui prévalent actuellement.

Depuis l'Eocène, la ZTM est devenue progressivement plus aride avec, pendant les périodes interglaciaires du Pléistocène, une majorité de semi-déserts couverts d'une végétation xérique prédominante (Axelrod 1979).

Pendant les périodes glaciaires, au contraire, la végétation tempérée a présenté une extension maximale. Les discontinuités orographiques et climatiques de ce territoire, ainsi que les glaciations du Pléistocène, expliquent le développement d'îles biogéographiques au Mexique qui ont donné lieu à de nombreuses possibilités de spéciation. La communication avec l'Amérique du Nord a existé de manière constante depuis le Mésozoïque, bien que des barrières temporaires aient pu exister, particulièrement à la latitude de l'isthme de Tehuantepec. En revanche, la communication avec l'Amérique du Sud, et la possibilité d'immigration des éléments sud-américains, a été soumise à des conditions différentes et variables au fil du temps.

Halffter (1972, 1974, 1976, 1978, 1987, 2003) a proposé l'existence de cinq patrons de distribution principaux dans la ZTM. Un patron de distribution est la synthèse des caractéristiques essentielles de la distribution d'un groupe d'organismes de même origine, provenant d'une zone et d'une période spécifiques, et qui coexistent et sont soumis aux mêmes pressions macro-écologiques pendant une période prolongée. Ces organismes vivent dans les mêmes conditions géographiques et par conséquent ont une histoire biogéographique commune. Ce concept de patron est une généralisation qui vise à en faire une unité de comparaison et de référence qui sert à analyser et confronter les particularités de la distribution de chaque taxon. Morrone (2005) définit les composants biotiques comme un ensemble de taxons intégrés spatialement et temporellement du fait de l'histoire commune qui caractérise les zones géographiques. C'est une définition qui rejoint la conception de Halffter telle que nous l'avons évoquée précédemment.

Morrone (2004a) a défini les zones de transition biogéographiques comme des frontières entre des régions biogéographiques. Il affirme que les zones de transition biogéographiques font généralement référence aux frontières entre les régions biogéographiques, mais qu'elles peuvent exister à d'autres niveaux hiérarchiques, tels que les sous-régions, les provinces ou même des districts (Ferro & Morrone 2014). Morrone (2004 a, b) a regroupé dans la ZTM *sensu stricto* les provinces suivantes : la Sierra Madre Occidentale, la Sierra Madre Orientale, le Système Volcanique Transversal (SVT), le bassin du Balsas et la Sierra Madre del Sur. Cette interprétation est limitée car la zone ainsi définie ne comprend que la composante d'origine nord (néarctique ou holarctique), en laissant la composante néotropicale en dehors la ZTM. Avec cela, non seulement il limite, mais il contredit au même temps la notion d'une Zone de Transition telle qu'il l'a définie lui-même.

Les huit patrons de dispersion de Halffter et de ses collaborateurs sont considérés comme des cénocrons (Llorente Bousquets 1996 ; Morrone 2005, 2010). Morrone (2009) définit un cénocron comme un assemblage de taxons qui partagent la même histoire biogéographique avec une origine et une histoire évolutive commune. Selon Morrone (2014c), seuls les patrons du Haut Plateau, Mésoaméricain de montagne, Néarctique et Néotropical pourraient être qualifiés de cénocrons, tandis que les quatre patrons Paléo-américains représentent plutôt le biote originel de la ZTM.

Les idées de Halffter ont été considérées comme une représentation classique de l'approche des patrons de dispersion, mais Morrone (2015) considère que c'est une simplification excessive.

Dans les années 60, les contributions de Halffter l'ont été sur les patrons de dispersion, qui ont évolué par la suite pour inclure la dispersion et la vicariance (Halffter 1987, Halffter *et al.* 1995). Contrairement à d'autres auteurs, qui pendant les années 1980's avaient des opinions séparées entre soit la dispersion, soit la vicariance, Halffter et d'autres comme Reig (1962, 1981) et Savage (1966, 1982) ont choisi une «voie du milieu» qui prévoit le «modèle de dispersion-vicariance» que plusieurs auteurs (Brooks 2004 ; Lieberman 2004 ; Sanmartín & Ronquist 2004 ; Riddle *et al.* 2008 ; Crisci & Katinas 2009 ; Morrone 2009) ont encouragé au cours des dernières années. Au lieu de supposer que c'est soit la dispersion, soit la vicariance qui pilotent seules l'évolution biotique, ce modèle de dispersion-vicariance suppose que les deux processus sont pertinents et doivent être analysés ensemble (Morrone 2015). La dispersion se produit normalement comme une condition préalable à la vicariance, ce qui veut dire qu'une fois que les biotes ont été identifiés, les cénocrons peuvent permettre de déterminer le moment de la dispersion des ensembles de taxons (Morrone 2009).

Selon Morrone 2015, les cénocrons mexicains identifiés constituent des hypothèses vérifiables. Plus d'études sont nécessaires pour pouvoir les vérifier, par exemple en datant des lignées sélectionnées en examinant leur place phylogénétique et la distribution de leurs taxons apparentés (Morrone 2014c). Des analyses futures pourraient aussi aider à identifier d'autres cénocrons ou à affiner ceux déjà décrits. Morrone (2015) conclut que la biogéographie évolutive est encore en phase de développement, en souhaitant que les idées de Halffter sur les zones de transition et ses idées sur les cénocrons aideront à élaborer une nouvelle synthèse.

2.2. Le Mégamexique de Rzedowski

Rzedowski (1978) a reconnu l'existence de six grands éléments floristiques dans le pays, avec des affinités différentes : (1) affinités nordiques (taxons néarctiques liés aux régions tempérées et froides des États-Unis et du Canada) ; (2) affinités méridionales (taxons néotropicaux liés aux formes d'Amérique centrale et du Sud) ; (3) affinités avec les Antilles (taxons néotropicaux liés aux Antilles) ; (4) affinités avec l'Asie orientale ; (5) affinités africaines et (6) éléments endémiques.

L'analyse biogéographique de la flore mexicaine a conduit Rzedowski (1991b, 1993) à modifier son point de vue, avec le concept de Mégamexique. Ce nouveau concept ne prend pas en compte les frontières politiques du pays, mais des facteurs géomorphologiques et géographiques (physiographiques, climatiques, pédologiques et autres). Cela l'a amené à ne retenir que quatre grandes catégories de distribution des espèces de plantes au Mexique : a) les endémiques du Mexique ; b) les endémiques du Mégamexique I (espèces réparties au Mexique et au sud-ouest des États-Unis) ; c) les endémiques du Mégamexique II (espèces dont la distribution va du Mexique à la dépression centrale du Nicaragua) ; d) les espèces du Mégamexique III (distribution allant du sud-ouest des États-Unis à la dépression du Nicaragua) (Fig. 4).

Llorente et Luis (1993) ont proposé le terme général de « quasi-endémiques » pour décrire les espèces dont la distribution couvre au moins 80% du territoire mexicain, englobant les trois Mégamexiques dans une seule catégorie. On constate ici qu'il y a une correspondance entre cette approche des différents Mégamexique et la ZTM de Halffter.

Selon Rzedowski (1993), le Mégamexique III comprend 400 genres endémiques (17% de la flore du Mexique), soit approximativement 12 900 espèces endémiques (72% de la flore du Mexique). Le degré d'endémisme élevé, associé à sa remarquable diversité, souligne que le pays a été un lieu d'origine et de diversification de nombreuses plantes. Cela est particulièrement notable pour les zones arides et semi-arides où par exemple la famille des Cactaceae, dont l'aire d'origine est l'Amérique du Sud, voit sa diversité, son abondance et son importance devenir maximales au Mexique (environ 900 espèces, dont plus de 95% limitées au Mégamexique I).

D'autres parties du pays ont été également des centres actifs de spéciation. Ainsi, les montagnes avec un climat semi-humide ont dans leurs parties froides une flore riche qui s'est développée *in situ* (Halffter *et al.* 2008). Selon les informations paléobotaniques disponibles, les caractéristiques de base de la répartition des phanérogames au Mexique se sont établies au cours du Tertiaire moyen, et même avant dans de nombreux cas. Toutefois, les changements orographiques et les fluctuations climatiques (Pléistocène) ont largement contribué à la diversification de la flore mexicaine (Halffter *et al.* 2008).

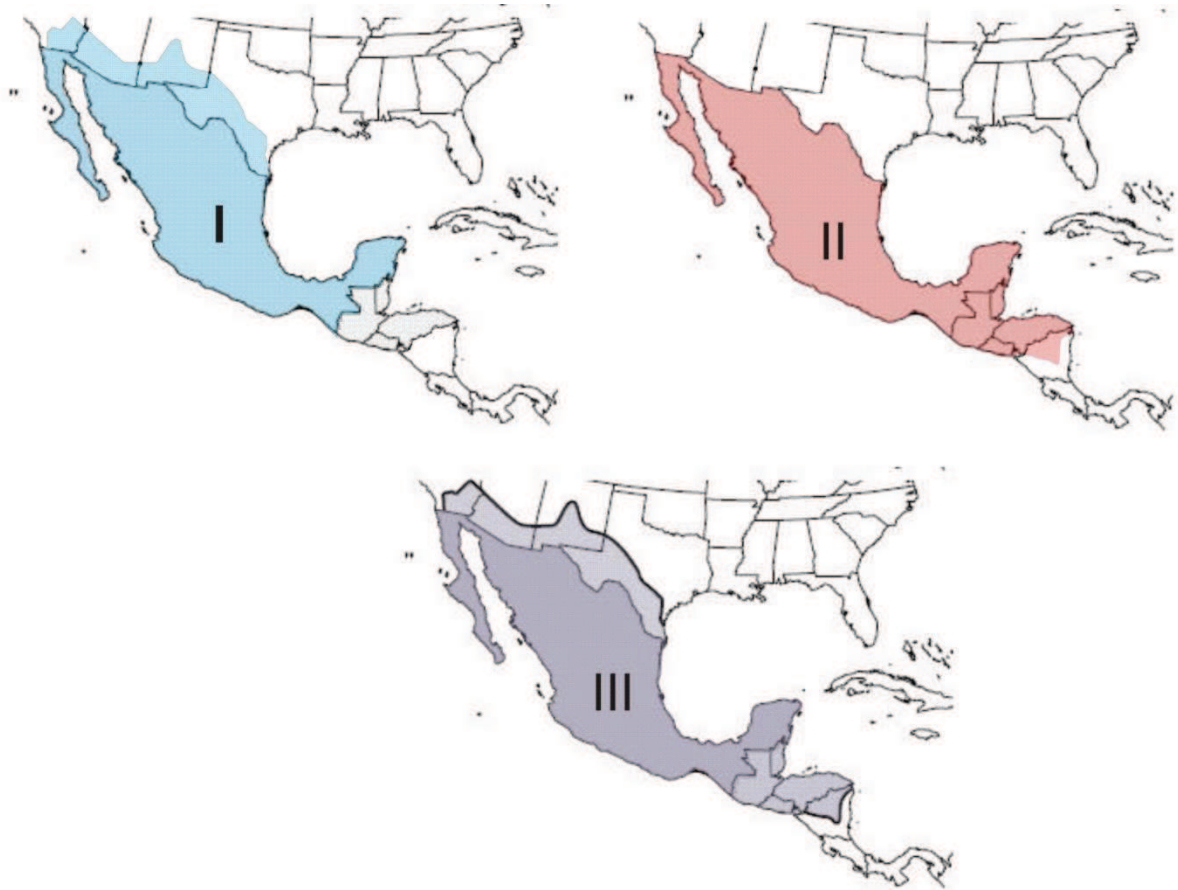


Figure 4. Mégamexique *sensu* Rzedowski (1991).

2.3. Les patrons de distribution des insectes dans la ZTM

Les invertébrés terrestres du Mexique appartiennent des groupes très anciens, ce qui explique l'une des caractéristiques fondamentales de la ZTM : la coexistence d'anciens et de nouveaux modes de distribution.

Les éléments dont les affinités sont tournées vers le nord suivent deux modes de distribution : un mode paléo-américain et un mode néarctique. Ces deux lignées se distinguent l'une de l'autre par le moment où la répartition des biotes dans la ZTM s'est produite. Il existe en effet un contraste écologique très marqué entre les taxons dont la distribution est typiquement paléo-américaine et ceux qui suivent le modèle néarctique. Ces derniers correspondent à des genres écologiquement reliés aux climats tempérés-froids ou froids, comme ceux que l'on rencontre dans la ZTM (forêts et prairies ou pelouses de montagne et de haute montagne). Le modèle néarctique correspond à des lignes de pénétration récente (Pliocène) dans la ZTM (Halffter 1964 a,b, 1976, 1987, 2003 ; Evans 1966 ; Ball 1970 ; Ball & Edwin 1970 ; Ball & Negre 1972 ; Zunino 1984 ; Peck & Anderson 1985 ; Martín-Piera & Lobo 1993 ; Liebherr 1994 a,b ; Morrone 2005, 2006).

Les espèces dont l'affinité est néotropicale montrent également une séparation dès leur origine et peuvent être d'origine ancienne ou moderne (Kohlmann & Halffter 1990). Les taxons néotropicaux d'origine ancienne n'ont pas trouvé les barrières qui ont surgi par la suite (le SVT et le Haut Plateau (Altiplano Mexicain) ; l'élévation de l'Altiplano a contribué à créer un ensemble de lignées qui sont restées isolées et qui font partie du patron de distribution du «Haut Plateau Mexicain », pour lesquelles les affinités sud-américaines au niveau générique ont été conservées.

Les lignées de distribution moderne correspondent au patron néotropical typique. Il a vu le jour après la consolidation du pont panaméen, il y a 3,5 millions d'années. Dans leur expansion vers le nord, ces lignées ont trouvé des obstacles qui existent jusqu'à aujourd'hui : le Système Volcanique Transversal et le Haut Plateau Mexicain. Il s'agit d'espèces étroitement liées à celles restées dans la partie nord de l'Amérique du Sud (parfois les mêmes espèces) et qui sont distribuées dans les plaines tropicales du Mexique (Halffter *et al.* 2008).

Il existe un cinquième patron de distribution, le patron méso-américain de montagne qui correspond à des taxons qui ont évolué dans l'ensemble géologique appelé Noyau central, avec souvent des expansions majeures vers le nord. Les affinités biogéographiques les plus importantes le sont avec les lignées anciennes d'Amérique du Sud, mais avec également des éléments ayant des affinités anciennes avec le nord (en provenance du Mexique au nord de l'isthme de Tehuantepec). Pendant le Cénozoïque moyen ces éléments sont arrivés jusqu'au Noyau central et ils ont évolué sur place, avant de s'étendre avec les lignées provenant du Sud. Ce patron est lié écologiquement aux forêts de montagne et à la forêt mésophile, mais les espèces peuvent également pénétrer dans les forêts humides de pins et de chênes (Halffter 1978, 1987, 2003 ; Reyes-Castillo 1978 ; Reyes-Castillo & Halffter 1978 ; Llorente-Bousquets 1984 ; Kohlmann 1984 ; Zunino & Halffter 1988 ; Schuster & Reyes-Castillo 1990 ; Schuster 1992 ; Whitehead & Ball 1997 ; Morrone 2005).

Dans aucune autre région du monde l'entomofaune de montagne (au-dessus de 2500 m) est aussi différente de celle qu'on trouve dans les plaines voisines comme dans la ZTM au nord de l'isthme de Tehuantepec. Dans ces montagnes se conjuguent deux effets, l'insularité et le refuge (continuation de la région néarctique au sein de la ZTM), avec pour conséquence une multiplication des endémismes (Ball 1970). Les montagnes de cette zone sont les routes d'expansion de la faune néarctique, mais elles sont aussi l'endroit où la plupart des espèces paléoaméricaines (originaires du Nord et anciennes) sont conservées. En revanche, le Haut Plateau Mexicain, qui à son extrémité sud atteint une altitude de 2200 mètres, est essentiellement colonisé par des éléments d'origine sud-américaine ancienne qui ont évolué *in situ* ; les plaines tropicales sont colonisées par des éléments d'Amérique du Sud d'origine beaucoup plus récente, avec une différenciation beaucoup plus faible (Halffter *et al.* 2008).

Les insectes des montagnes de la ZTM au nord de l'isthme de Tehuantepec présentent une affinité principalement avec ceux du nord. Cette entomofaune suit le patron de distribution néarctique, dont les éléments représentent presque exclusivement la faune au-dessus de 3000 mètres d'altitude. Il y a également une forte contribution d'éléments des lignées paléo-américaines, des espèces ou groupes d'espèces étant exclusifs de la montagne (Halffter 2003). Sur les versants intérieurs, parfois au-dessus de 2000 mètres, des éléments correspondant à la distribution du Haut Plateau peuvent être présents. L'ensemble donne une faune homogène dans sa composition, avec une zonation altitudinale (verticale) bien définie : les éléments du Haut Plateau et les lignées

mésaméricaines en général ne dépassent pas 2200 à 2300 m; la faune néarctique-paléoaméricaine prédomine entre 2000 et 2800 m, tandis qu'au-dessus de cette altitude les insectes sont exclusivement d'origine néarctique (Halffter *et al.* 2008).

Morrone et Marquez (2001) ont effectué une analyse panbiogéographique de la ZTM, basée sur des représentants de plusieurs familles des coléoptères. Ils ont constaté qu'il y avait un tracé généralisé du nord, qui comprend essentiellement les zones de montagne : la Sierra Madre (SM) Occidentale, la Sierra Madre Orientale, le SVT, le bassin du Balsas et la Sierra Madre du Sud, ainsi qu'un tracé généralisé du sud comprenant la Sierra Madre du Chiapas et les plaines du Chiapas, le Golfe du Mexique et le littoral du Pacifique. Ce dernier tracé se prolonge au sud du Panama. Le tracé généralisé du nord comprend la plus grande mixité d'éléments néarctiques et néotropicaux, avec un mélange qui n'est pas seulement latitudinal mais aussi altitudinal, avec une plus grande influence néarctique aux altitudes les plus élevées et plutôt néotropical aux altitudes plus basses. De nombreux taxons d'insectes correspondent à ces patrons néarctique et paléo-américain. Morrone (2004b, 2006) a considéré que le tracé du nord correspondait à la ZTM *sensu stricto*, en raison de sa mixité de faune et à sa géographie.

Liebherr (1994a) a effectué une analyse biogéographique cladistique avec 14 taxons de Carabidae (Insecta: Coleoptera) présents dans la ZTM. Il a obtenu un cladogramme général, où la Sierra Madre Orientale était un aire sœur du reste des aires étudiées, avec un événement vicariant au niveau de l'isthme de Tehuantepec, pertinent plutôt pour les taxons ayant un patron néarctique.

Marshall et Liebherr (2000) ont effectué une analyse biogéographique cladistique qui comprenait 30 genres ou groupes d'espèces d'insectes, de poissons, de reptiles et de plantes. Parmi les quatre cladogrammes généraux obtenus, ils en ont sélectionné un qui montre une dichotomie fondamentale entre la zone nord (Sierra Madre Occidentale et Orientale et les déserts de Sonora et de l'Arizona) et la zone sud (y compris le Système Volcanique Transversal SVT, la Sierra Madre (SM) du Sud et du Chiapas, le sud de la Sierra Madre Occidentale et la Cordillère de Talamanca en Amérique centrale).

Flores-Villela & Goyenechea (2001) ont utilisé les cladogrammes de plusieurs taxons de reptiles, d'amphibiens et de deux genres de Carabidae (Coleoptera) pour analyser la relation entre les différents domaines endémiques mésoaméricains. Le résultat a montré que le SVT était étroitement associée à la SM du Sud.

Morrone & Marquez (2001) ont effectué une analyse panbiogéographique avec plusieurs taxons de Coléoptères distribués au Mexique, en Amérique centrale et aux Antilles. L'analyse de parcimonie de l'endémicité a produit des cladogrammes qui ont été transformés en deux tracés généralisés : un tracé nord (SM Orientale, Occidentale et du Sud, SVT et le bassin du Balsas) et un tracé sud (Amérique centrale, Chiapas et les côtes du Pacifique et du Golfe du Mexique). De façon similaire, Marquez & Morrone (2003) ont analysé la biogéographie de deux genres de Staphylinidae (Coleoptera), reconnaissant six tracés généralisés : SVT, SM Orientale, SM du Sud, un tracé méso-américain du nord, les tracés méso-américains du sud et sud-américain du Nord-Ouest, avec la mise en évidence d'événements vicariants dans l'isthme de Tehuantepec et la plaine du Nicaragua. Abrahamovich *et al.* (2004) ont trouvé huit tracés généralisés pour plusieurs espèces américaines de *Bombus* (Hymenoptera : Apidae) : mexicain de montagne, méso-américain du nord, méso-américain

du sud, méso-américain (*sensu lato*), tracé des Andes du nord, Yungas, sud-est du Brésil et sud-américain *sensu lato*.

Corona & Morrone (2005) ont analysé 29 espèces de *Lampetis* (Coleoptera : Buprestidae) d'Amérique centrale, d'Amérique du nord et des Caraïbes. Ils ont trouvé 17 tracés généralisés : trois dans la région néarctique, six dans la ZTM et huit dans la région néotropicale. Ils ont identifié six nœuds dans la région de la ZTM (SM du Sud et SVT) et dans la région néotropicale (côte Pacifique du Mexique et Golfe du Mexique), ainsi que deux nœuds dans l'isthme de Tehuantepec, région qui représente pour les auteurs un domaine clé pour l'évolution biogéographique de la Méso-Amérique. Morrone et Gutierrez (2005) ont pour leur part analysé les traits individuels de 112 espèces de puces (Siphonaptera), en obtenant 34 tracés généralisés : vingt dans la ZTM, huit dans la région néarctique associée avec la ZTM, 4 dans la région néarctique et 2 dans la ZTM en combinaison avec la région néotropicale. Ils ont identifié 23 nœuds, dont 14 sont situés dans le Système Volcanique Transversal (SVT).

Les études mentionnées ci-dessus soutiennent l'idée de cette zone de transition qui existe entre les régions néarctique et néotropicale. La plupart sont compatibles avec les modèles proposés par Halffter (1965, 1972, 1974, 1987). Pour le type d'analyses déjà mentionnées, il est fondamental de comparer les affinités taxonomiques des groupes étudiés avec quelques taxons proches du point de vue taxonomique, qui existent à l'extérieur de la ZTM. Le fait de disposer de ces groupes extérieurs (outgroups) permet d'établir les affinités phylogénétiques et leurs possibles origines (provenance du Nord ou du Sud). Cette façon de procéder dans l'analyse biogéographique constitue la principale différence entre ces modèles et les analyses purement panbiogéographiques. Les différences rencontrées entre les analyses correspondent aux particularités biogéographiques et même écologiques de chaque taxon étudié, ce qui est particulièrement important lorsque l'analyse est basée sur les espèces d'un même genre (Morrone & Llorente-Bosquets 2006).

Bibliographie

- Axelrod D.I. (1979) Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* no. 32.
- Ball G.E. (1970) Barriers and southward dispersal of the Holarctic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (México)*, 17: 91-112.
- Ball G.E., Edwin T.L. (1970) A taxonomic synopsis of the tribe Loricerini (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Journal of Zoology*, 47: 877-907.
- Ball G.E., Negre J. (1972) The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Calathus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 98: 412-533.
- Brooks DR (2004) Reticulations in historical biogeography: the triumph of time over space in evolution. Pp 111–124. In: Lomolino MV, Heaney LR (eds), *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Corona A.M., Morrone J.J. (2005) Track analysis of the species of *Lamptis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 41: 37-41.
- Crisci JV, Katinas L (2009) Darwin, historical biogeography, and the importance of overcoming binary oppositions. *Journal of Biogeography*, 36: 1027– 1032.
- Darlington JP (1957) *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York: John Wiley & Sons Inc.
- Dugès E (1902) Algo sobre la distribución geográfica de algunas aves. *Memorias y Revista de la Sociedad Científica Antonio Alzate*, 18: 44–46.
- Evans H.E. (1966) A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Memoirs of the American Entomological Society*, 20: 1-442.
- Ferro I., Morrone J. J. (2014) Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1): 1-12.
- Flores-Villela O., Goyenechea I. (2001) A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. Pp. 171-181. In: Johnson R., Webb, O. Flores-Villela (eds.). *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*. University of Texas, El Paso.
- Halffter G (1962) Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 5:1–17.
- Halffter G. (1964a) La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter G. (1964b) Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais do II Congresso Latinoamericano de Zoologia (São Paulo)* 1: 51-61.
- Halffter G. (1965) Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 26: 1-16.
- Halffter G. (1972) Éléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques, pp. 1-40. In : *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*, 17ème Congrès International de Zoologie, MonteCarlo.
- Halffter G. (1974) Éléments anciens de l'entomofaune néotropical: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*, 10: 223-262.

- Halffter G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna americana. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter G. (1978) Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 219-222.
- Halffter G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp. 87-97. In: J.J. Morrone, J. Llorente- Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Halffter G., Favila M.E., Arellano L. (1995) Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
- Halffter G., Llorente-Bousquets J., Morrone, J.J. (2008) La perspectiva biogeográfica histórica. Pp. 67-86. In: *Capital Natural de México*, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad, CONABIO, México, D.F.
- Heilprin A (1887) *The geographical and geological distribution of animals*. International Scientific Series, New York and London.
- Hoffmann CC (1936) Relaciones zoogeográficas de los lepidópteros mexicanos. *Anales del Instituto de Biología*, UNAM 7: 47-58.
- Kohlmann B. (1984) Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 60: 3-81.
- Kohlmann B., Halffter G. (1990) Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: The cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaestiones Entomologicae*. 26: 1-20.
- Lieberman BS (2004) Range expansion, extinction, and biogeographic congruence: a deep time perspective. Pp 111- 124. In: Lomolino MV, Heaney LR (eds), *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Liebherr J.K. (1994a) Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, 126: 841-860.
- Liebherr J.K. (1994b) Identification of New World *Agonum*, review of the Mexican fauna, and description of *Incagonum*, new genus, from South America (Coleoptera: Carabidae; Platynini). *Journal of the New York Entomological Society*, 102: 1-55.
- Llorente-Bousquets J. (1984) Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia del género *Enantia* Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 58: 1-207.
- Llorente J.E., Luis A.M. (1993) Conservation-oriented analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea). Pp. 147-177. In: T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot. And J. Fa (eds.), *Biological Diversity of México: Origins and Distribution*. Oxford University Press.
- Llorente Bousquets J (1996) Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? Pp 41-56. In: Llorente Bousquets J, García Aldrete AN, González Soriano E (eds), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Lobo J.M., Halffter G. (2000) Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- Márquez J., Morrone J.J. (2003) Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 90: 15-25.

- Marshall C.J., Liebherr J.K. (2000) Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 27: 203-216.
- Martín-Piera F., Lobo J.M. (1993) Altitudinal distribution patterns of copronephage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopterists Bulletin*, 47: 321-334.
- Morrone J.J. (2004a) Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Morrone J.J. (2004b) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48: 149-162.
- Morrone J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.
- Morrone J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.
- Morrone J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. Columbia University Press, New York.
- Morrone J.J. (2010) Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33: 355-361.
- Morrone J.J. (2014c) On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity*, 12: 386-392.
- Morrone J.J. (2015). Halffter's Mexican transition zone (1962-2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, doi: 10.1111/jzs.12098: 1-9.
- Morrone J.J., Márquez J. (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and biogeographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650.
- Morrone J.J., Gutiérrez A. (2005) Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 32: 1315-1325.
- Morrone J.J., Llorente-Bousquets J. (eds.). (2006) *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Peck S.B., Anderson R.S. (1985) Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247-317.
- Reig OA (1962) Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2: 131-140.
- Reig OA (1981) *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata.
- Reyes-Castillo P. (1978) Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Studia Entomologica*, 20: 269-290.
- Reyes-Castillo P., Halffter G. (1978) Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 222-226.
- Rzedowski J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski J. (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14: 3-21.
- Rzedowski J. (1991b) El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47-64.

- Rzedowski J. (1993) Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico, pp. 129-144. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Sanmartín I, Ronquist F (2004) Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53: 216–243.
- Savage JM (1966) The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia*, 1966: 719–766.
- Savage JM (1982) The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 464–547.
- Schuster J.C. (1992) Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: Post-Pleistocene montane refuges, pp. 285-292. In: S.P. Darwin, A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica*. The Tinker Foundation, Tulane.
- Schuster J.C., Reyes-Castillo P. (1990) Coleoptera, Passalidae: Ogytes Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*, 40: 1-49.
- Wallace A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. London: Macmillan. Vol.2.
- Whitehead D.R., Ball G.E. (1997) The Middle American genus *Onypterygia* Dejean (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Platynini): A taxonomic revision of the species, with notes about their way of life and geographical distribution. *Annals of Carnegie Museum*, 66: 289-409.
- Zunino M. (1984) Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bolletino del Museo Regionale di Science Naturali Torino*, 2: 9-162.
- Zunino M., Halffter G. (1988) Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae). *Monografía IX*: 1-211. Museo Regionale di Science Naturali, Turín.

3. Le Système Volcanique Transversal (SVT)

Volcanoes are one way Earth gives birth to itself. R. Gross

3.1. Description géographique de la région

Au Mexique, deux grandes provinces volcaniques peuvent être définies : la province de la Cordillère Occidentale et le Système Volcanique Transversal (Gunn & Mooser 1970).

Le Système Volcanique Transversal (SVT), également connu sous la dénomination de Ceinture Volcanique Transversale, est une province irrégulière qui se trouve en oblique par rapport à la Tranchée Moyenne américaine. Il s'étend d'Est en Ouest entre Veracruz (golfe du Mexique) et Puerto Vallarta (océan Pacifique) (Mooser 1972 ; Demant 1978 ; Ferrari *et al.* 1999) (Figs. 5 et 6).

Le SVT fait partie des plus importantes provinces physiographiques du Mexique, qui ont été formées pendant le Cénozoïque (de 65 Ma jusqu'au Présent). Les processus qui définissent l'évolution et la configuration de ces provinces vont de l'ouverture naissante de bassins océaniques (Golfe et Péninsule de la Californie) jusqu'à un empilement volcanique dans les zones d'éruptions volcaniques (SVT). L'empilement de couches épaisses de laves et pyroclastes a conduit à l'élévation de la région, induisant une transformation des systèmes de drainages régionaux et de l'habitat, le climat tendant à devenir principalement tempéré, avec des amplitudes simplement dues aux grandes variations climatiques de la planète (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Le SVT est le plus grand arc volcanique du Néogène en Amérique du Nord, qui englobe 160 000 km² sur une longueur de près de 1000 km, entre les parallèles 18° 30' N et 21° 30' N au centre du Mexique. Le SVT s'est construit sur des provinces magmatiques du Crétacé et du Cénozoïque (Ferrari *et al.* 2012).

3.2. Synthèse de l'histoire géologique du Système Volcanique Transversal (SVT)

Au Mexique on rencontre des zones anciennes allant du Précambrien (environ 560 Ma) à l'Holocène (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). Les chaînes montagneuses qui se sont formées depuis la fin du Crétacé (environ 80 Ma), pendant le Paléogène (65 à 23,5 Ma) et durant le Néogène (23,5 à 1,75 Ma), ont donné lieu à diverses histoires dynamiques à grand échelle, déterminées grâce aux interactions tectoniques et magmatiques qui se sont produites aux confins des plaques convergeant au Mexique (Morán-Zenteno 1994) (Fig. 2).

Le Système Volcanique Transversal, qui forme un arc volcanique avec une orientation est-ouest, a été produit par la subduction de la plaque des Cocos sous la plaque d'Amérique du Nord (Pardo & Suarez 1995 ; Rodriguez *et al.* 2010). L'activité de cet arc volcanique dure depuis le Miocène

jusqu'à la période actuelle (Ferrari *et al.* 1999). Le SVT est l'un des principaux éléments structuraux de la géologie mexicaine. L'activité volcanique dans ce secteur a commencé à l'Oligo-Miocène (Gunn & Mooser 1970 ; Negendank 1972) et a duré jusqu'au Quaternaire. Les plus grands volcans du Mexique (Citlaltépetl, Popocatepetl, Iztaccíhuatl, Nevado de Toluca, Cofre de Perote, etc.) s'étendent le long de cet axe. L'évolution géodynamique du SVT a commencé à l'Oligocène supérieur du fait de cette activité volcanique, principalement visible dans la partie Est où sont localisés les sites de la présente étude (Fig. 5).



Figure 5. Géodynamique des provinces du Mexique (d'après Ferrari *et al.* 2012).

Le volcanisme « andésitique » de la fin de l'Oligocène s'est traduit par une compression dans une direction est-ouest de ce qui constituera plus tard le SVT. Le Miocène a été caractérisé par une

activité volcanique intense, surtout au Mexique, avec une activité importante autour du SVT et principalement l'émission de roches magmatiques de type dacite (Demant & Robin 1975). Le volcanisme du Système Volcanique Transversal semble se rapporter à un système de subduction similaire à celui qui s'est produit dans la province occidentale, mais avec un effondrement au niveau de la fosse d'Acapulco et avec une orientation différente (Benioff 1954). Cet événement est responsable du volcanisme calcaire-alcalin qui se développe à ce moment-là le long du SVT et qui continue pendant tout le Pliocène et le Quaternaire (Demant & Robin 1975). La grande richesse, la complexité et la diversité géomorphologique du SVT sont associées à cette très grande diversité que l'on retrouve dans les systèmes de montagne (Geissert & Enriquez 2011).

La moitié orientale du SVT, à l'est du 101° W, repose sur des terrains précambriens regroupés dans le microcontinent dit Oaxaquia (Ortega-Gutiérrez *et al.* 1995), ainsi que sur un support mixtèque du Paléozoïque (Nance *et al.* 2006). À l'ouest du 101° W, le SVT repose sur des terrains composites du Guerrero, correspondant à un assemblage d'arcs marins marginaux d'âge allant du Jurassique au Crétacé, reposant sur des turbidites silico-clastiques du Trias et du début du Jurassique (Centeno-García *et al.* 2011).

Les principaux groupes d'édification volcanique au cours du dernier million d'années sont les alignements de plusieurs strato- volcans : Ceboruco - Tequila – San Juan - Sangangüey ; Nevado de Colima - Volcan de Fuego ; Sierra Nevada (Iztaccihuatl - Popocatepetl) et Cofre de Perote - Pico de Orizaba. Parmi les champs volcaniques monogéniques, certains se démarquent : celui de Michoacán, de Guanajuato et de la Sierra de Chichinautzin, principalement construits au cours des 50 derniers millénaires et dont l'origine tectonique n'est pas encore clairement comprise.

3.3. Importance biogéographique du Système Volcanique Transversal (SVT)

La biodiversité actuelle du Mexique a commencé à se mettre en place pendant le Crétacé, dès que les mers se retirèrent, que les chaînes montagneuses et les plaines se sont formées, tant sur les côtes qu'à l'intérieur du pays. Comme les phénomènes géologiques qui ont créé de nouveaux scénarios se sont développés généralement selon un axe nord-sud, au moins pendant le Crétacé et le Paléogène, les relations biotiques du Mexique étaient à l'origine plus fortes avec le reste de l'Amérique du Nord. C'est seulement à fin du Néogène, lorsque la distance entre les Amériques s'est raccourcie par la formation du pont de Panama, que le biote originaire de l'Amérique du Sud a pris une réelle importance au Mexique (Cevallos-Ferriz & Gonzalez-Torres 2006).

À partir de l'Oligocène, et notamment depuis le Miocène, les chênes et les conifères deviennent un élément commun dans les registres palynologiques. Cela donne à penser que ces végétaux constituent progressivement un type de végétation très caractéristique et ils commencent à être présents au centre et au sud du Mexique. Au Miocène, au moment de la mise en place de la géographie physique du pays et du début de la modernisation biologique, ces deux groupes d'arbres sont très similaires à ceux que l'on rencontre actuellement, ce qui implique que l'évolution géologique et l'évolution biologique au Mexique se sont développées conjointement (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Le centre du Mexique pourrait avoir commencé sa surrection lors des derniers 20 Ma, mais on n'en connaît pas précisément la date. En outre, en raison de l'activité volcanique, l'ancienne Vallée du Mexique est restée entourée de montagnes qui agissent comme une barrière naturelle qui limite le passage des masses d'air, de l'humidité, la pluie, etc. Ces constructions volcaniques sont apparues à différentes périodes depuis plus de 60 Ma, mais la plupart ne dépassent pas 1,5 million d'années, ce qui suggère que les conditions climatiques et environnementales, la géographie physique et l'altitude dans le bassin de la Vallée du Mexique sont relativement récentes (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

La moitié sud du territoire du Mexique se trouve en zone tropicale, tandis que la moitié nord appartient aux zones arides subtropicales. Dans chacun de ces domaines, les changements climatiques du Quaternaire (dernières 25 000 années) ont fonctionné différemment, ce qui fait du Mexique un cas particulièrement intéressant et cela contribue à expliquer la complexité des patrons biogéographiques et leur biodiversité actuelle (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Différents enregistrements paléo-écologiques, sédimentologiques et géomorphologiques indiquent que pendant le dernier maximum glaciaire mondial (entre -25 000 et -18 000 années) l'ensemble du pays a été soumis à des températures inférieures à celles qui prévalent actuellement. Les indicateurs glaciaires des hautes montagnes du centre du Mexique suggèrent une diminution de la température annuelle moyenne d'environ 6 °C pour cette période (Lachniet & Vázquez-Salem 2005).

Pendant le Tardiglaciaire, les précipitations dans le centre et le sud-est du pays ont augmenté progressivement, mais sont restées à des niveaux inférieurs à ceux d'aujourd'hui. Les glaciers de montagne étaient légèrement moins développés que lors de la période précédente ; ils ont commencé à régresser rapidement il y a environ 14 000 ans, mais à la fin de cette phase ils ont enregistré à nouveau une légère progression (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). Au cours de l'Holocène (derniers 11 000 ans), les températures ont augmenté progressivement. Le schéma régional de précipitations a progressivement acquis sa configuration actuelle, en particulier au cours de la première moitié de l'Holocène. Le réchauffement des océans et de l'atmosphère ont entraîné l'augmentation des précipitations estivales dans la plupart du pays, en particulier dans la moitié sud. En même temps, les vents d'ouest ont cessé d'atteindre le nord du Mexique où, dès la fin du Pléistocène, la diminution de la pluie, avec de faibles précipitations en été, n'a pas permis de maintenir des niveaux élevés d'humidité. Cela s'est traduit au mi-Holocène par une diminution du niveau des lacs et l'instauration de conditions de sécheresse dans les régions nord du Haut Plateau et au nord-ouest du pays, des caractéristiques qui sont encore présentes. Dans les montagnes, les pluies orographiques ont maintenu des climats tempérés et humides. Dans ce schéma général, il y a eu quand même certains épisodes plus secs, comme la sécheresse survenue au mi-Holocène, il y a environ 6 000 années (Lozano-García & Vázquez-Salem 2005 ; Metcalfe *et al.* 2000 ; Metcalfe 2006).

L'un des événements les plus marquants du Pléistocène a été la disparition de nombreux mammifères de grande taille. De la paléo-mastofaune présente au Mexique pendant le Pléistocène, un ordre (Notoungulata), six familles, 29 genres et 77 espèces ont disparu, y compris deux des trois familles de Proboscidiens (Gomphotheriidae et Mammutidae) et trois des six familles de Xenarthra (Glyptodontidae, Megatheriidae et Mylodontidae). Bien que certaines familles n'aient pas souffert d'extinctions globales, d'autres ont perdu la plupart de leurs espèces, notamment les Antilocapridae,

les Bovidae et les Equidae. Actuellement, il reste seulement quatre espèces de ces grands mammifères : le Pronghorn (*Antilocarpa mexicana*), le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), le cerf de Virginie (*O. virginianus*) et le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), alors que pendant le Pléistocène on comptait au moins 61 espèces, la majorité étant des herbivores de grande taille comme le mammoth (*Mammuthus* sp.), le mastodonte américain (*Mammut americanum*), les gomphothères (*Cuvieronius*, *Stegomastodon*) et les paresseux terrestres (*Glossotherium*, *Eremotherium*). En somme, les plus touchés par l'extinction ont été les grands mammifères, et particulièrement les herbivores (Arroyo- Cabrales *et al.* 2008).

Les changements environnementaux au cours du Pléistocène ont eu des effets importants sur la répartition du biote tempéré et tropical au Mexique. Les expansions et contractions du domaine géographique et des communautés végétales, associées aux changements climatiques glaciaires et interglaciaires, ont entraîné des changements récurrents dans la distribution des espèces. Ces changements ont affecté les mammifères et d'autres organismes, ce qui fait que les communautés de mammifères actuels sont considérées comme géologiquement jeunes et appauvries d'un point de vue faunistique (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

C'est dans ce contexte biogéographique complexe que nous nous situons pour réaliser ce travail de recherche. Les quatre montagnes que nous avons sélectionnées pour l'étude (Malinche, Cofre de Perote, Pico de Orizaba et Sierra Negra) permettront de faire une analyse de la distribution des coléoptères coprophages, notamment en considérant l'influence que l'histoire géologique du Système Volcanique Transversal a pu jouer pour limiter ou non les patrons de distribution. En plus, il faut noter aussi que la faune des mammifères a changé récemment. La faune native s'est appauvrie, compensée sans doute en partie par l'introduction du bétail, au moins pour les espèces coprophages les moins spécialisées. Cela a pu jouer sur la distribution de ces coléoptères car l'histoire évolutive des bousiers est liée à celle des vertébrés terrestres (Davis 1990), en raison de leur spécialisation écologique pour leur alimentation et le développement de leurs larves, en particulier à partir des déjections des mammifères modernes (Halffter & Edmonds 1982). Du fait d'une coévolution étroite, les assemblages de mammifères ont en effet joué un rôle fondamental dans la structuration des communautés de bousiers (Nichols *et al.* 2009). Différents travaux ont montré que la composition des assemblages d'espèces coprophages pouvait changer fortement selon la composition de la faune mammalienne en place, aussi bien au Mexique (Halffter & Arellano 2002) qu'en région tempérée (Kadiri *et al.* 1997), les changements s'opérant déjà sur une période de temps courte.

3.4. Cadre physique et biogéographique de la zone d'étude

Les quatre massifs montagneux où nous avons conduit nos échantillonnages sur la faune coprophage sont : La Malinche, El Cofre de Perote, El Pico de Orizaba et La Sierra Negra. Tous ces volcans font partie du Système Volcanique Transversal (SVT), dans sa partie orientale (Fig.6).

En parallèle au phénomène volcanique et aux phénomènes tectoniques qui ont bouleversé l'orographie, ces volcans ont été influencés par des changements climatiques. Les plus importants sont survenus au cours des différentes périodes glaciaires du Quaternaire (c'est-à-dire au cours des

deux derniers millions d'années). Ils ont tous supporté des glaciers pendant la dernière glaciation (période appelée "Le Dernier Maximum Glaciaire") qui s'est poursuivie entre -25 000 et -10 000 années avant le Présent, avec encore quelques phases froides pendant l'Holocène (Neyra-Jauregui 2012).

Actuellement tous les massifs montagneux du SVT, et en particulier les quatre volcans faisant partie de notre étude, font face aux mêmes problèmes. Certains sont liés au développement du pâturage et à l'introduction d'espèces exotiques qui perturbent les écosystèmes. Ainsi dans la Malinche et au Pico de Orizaba, nous avons pu observer des bovins, des ovins et des chevaux au-dessus de 3500 mètres d'altitude. De même, la fréquence des incendies et une exploitation forestière illégale ont contribué à la déforestation, plus d'un quart des forêts ayant disparu au cours des 30 dernières années, comme par exemple au Citlaltépetl où une grande partie de la zone déboisée l'a été pour développer l'élevage (Neyra-Jauregui 2012 ; Arriaga-Jiménez pers. obs.). Dans le Parc National du Cofre de Perote, l'Universidad Veracruzana a répertorié les problèmes suivants (qui sont les mêmes pour les autres montagnes) : l'absence d'un programme de gestion ; une exploitation forestière illégale et immodérée ; des inspections et une surveillance insuffisantes ; une grave détérioration des sols ; une diminution de la recharge des aquifères ; une expansion de l'agriculture et de l'élevage au détriment de la forêt (CONANP et UV 2011).

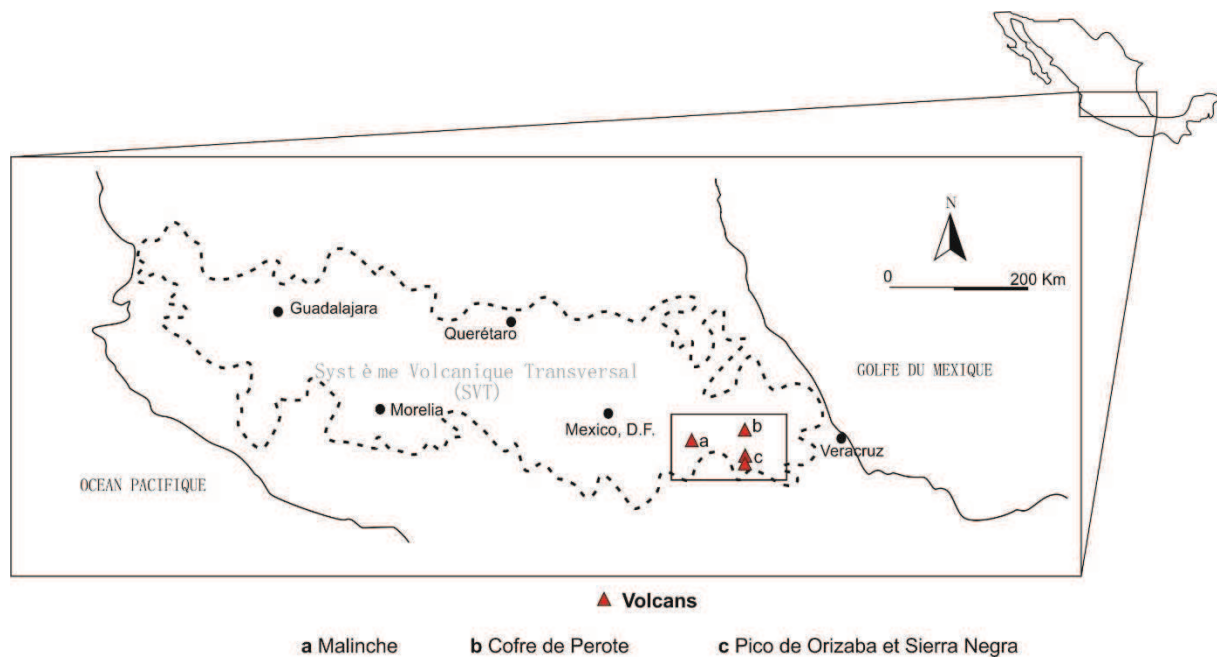


Figure 6. Position géographique des quatre volcans échantillonnés : (a) Malinche ; (b) Cofre de Perote ; (c) Pico de Orizaba (volcan au nord) et Sierra Negra (volcan le plus au sud).

Dans la partie qui suit nous allons passer successivement en revue les caractéristiques des quatre volcans échantillonnés.

3.4.1 La Malinche (Matlalcueye)

Culminant à 4460 mètres, ce volcan est situé dans l'État du Tlaxcala, à l'est de Mexico et au nord de Puebla, à 44 kilomètres de la capitale de l'État, Tlaxcala. Il s'agit de la sixième montagne la plus haute du Mexique. Celle-ci a été vénérée depuis les temps préhispaniques, avec la présence de temples dédiés à une divinité féminine appelée Matlalcuéyetl (dont le nom signifierait "Jupes bleues").



Figure 7. Le volcan de La Malinche (a). Végétation typique du côté sec ; (b). Vue du sommet depuis les derniers alpages ; (c). Forêt de pins sur le versant humide ; (d) .Vue complète de la montagne depuis le Haut Plateau.

Pendant longtemps on a considéré que ce volcan était éteint du fait de l'absence d'éruptions ou de fumerolles. En outre, l'absence de cratère, que l'on trouve habituellement dans d'autres volcans de la région, a contribué à cette perception. Cependant, la présence de canyons profonds indique que des éruptions hautement explosives se sont produites, avec aussi la présence de grands dômes de laves dacitiques couvrant le sommet du volcan (Castro-Govea & Siebe 2007).

La Malinche appartient à un arc volcanique d'âge Miocène-Pliocène (Carrasco Nuñez *et al.* 2006). Sur les hauts plateaux, les glaciers qui existaient pendant plusieurs milliers d'années ont érodé le volcan pour lui donner sa forme actuelle. Située dans le secteur oriental du Système Volcanique Transversal, la Malinche est un strato-volcan dont les roches les plus anciennes sont âgées d'environ 2 millions d'années. Ce Système Volcanique Transversal est placé entre deux domaines géologiques : on trouve d'une part le calcaire crétacé de la Formation de Orizaba (Mooser *et al.* 1996), et d'autre part les roches oligocènes du bloc de Tlaxcala (Hilger 1973 ; Mooser *et al.* 1996). Au moins cinq avancées glaciaires au cours du Pléistocène ont été mises en évidence pour des hauts volcans du SVT. Il est possible d'identifier quatre glaciations : la première entre 36 000 et 32 000 BP, une seconde il y a 12 000 ans, une troisième entre 10 000 et 8 500 ans, et la dernière qui a produit de petits glaciers entre -8 000 et -2 000 ans (les auteurs ne s'accordant pas sur les dates) (Castro-Govea & Siebe 2007 ; Vázquez- Selem & Heine 2004). La Malinche a été gravement affectée par les processus périglaciaires au cours des deux dernières avancées glaciaires (Castillo-Rodriguez *et al.* 2007). L'activité volcanique la plus récente enregistrée pour l'édifice a eu lieu vers 3 100 ans avant la période présente (BP) (Castro 1999 ; Castro & Siebe 2007). Les dépôts les plus anciens ont été datés de 40 000 ans BP (Castro 1999 ; Heine & Heide-Weise 1973). Néanmoins, on pense que l'activité volcanique a commencé approximativement au Pliocène (Mooser *et al.* 1996). Il y a eu quatre plus grandes éruptions : les deux plus fortes il y a environ 45 000 ans, et les deux moins fortes (mais cependant assez importantes), l'une il y a 21 400 années et l'autre il y a un peu moins de 12 000 années. Cela suggère que le Matlalcueye (l'autre nom de la Malinche) est un volcan potentiellement actif, mais avec de longues périodes de repos (Castro-Govea & Siebe 2007).

Les conditions climatiques sur La Malinche sont principalement contrôlées par l'altitude et la saisonnalité des ouragans générés dans le golfe du Mexique au cours de l'été (García 1988 ; Jauregui 1968). Deux domaines climatiques bien définis prévalent : une zone froide avec des précipitations concentrées en été (au-dessus de 3500 m) et une saison subhumide tempérée avec une saison des pluies en été (entre 2200 m et 3500 m). A partir des hautes plaines (vers 2200 mètres approximativement) jusqu'au sommet, la température moyenne annuelle passe de +17 °C à +6 °C, tandis que la moyenne des précipitations annuelles passe de 400 mm en plaine à 1200 mm au sommet du volcan (Lauer & Stiehl 1973) (Fig.7).

La Malinche est un volcan isolé, entouré de zones dégradées, avec essentiellement des cultures et des villages, mais il existe aussi d'autres volcans à proximité, comme Las Derrumbadas et El Pinal (Yarza 2003). Il constitue une zone naturelle protégée ayant le statut de Parc national (« Parc National de la Malinche »). Créé en 1938, ce Parc national de 45 711 hectares est principalement situé dans l'Etat de Tlaxcala (presque 70% de sa surface), avec le reste dans celui de Puebla (Vargas-Márquez 1997). Plus récemment, on l'a proposé comme Région Prioritaire Terrestre (Región Terrestre Prioritaria, RTP 106 « La Malinche ») en raison notamment des importants services environnementaux fournis par cette montagne et la nécessité de remédier à la détérioration

accélérée de ses écosystèmes. Ce volcan est également une Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux Sauvages (AICA 43) car il abrite près de 40% des espèces d'oiseaux de l'Etat de Tlaxcala.

Mais malgré le fait que cette zone ait été déclarée Zone Naturelle Protégée, cela n'a pas empêché la progression des dégradations et le pillage des ressources naturelles de la région. L'un des principaux problèmes est l'exploitation forestière illégale car on y trouve encore de grandes forêts de pins, en particulier du côté de Tlaxcala. Même si quelques forêts de pins présentent encore un bon état de conservation du côté de Puebla (Arriaga Cabrera *et al.* 2000), la forêt est généralement très dégradée et cela affecte l'infiltration de l'eau qui a apparemment diminué (Villers Ruiz *et al.* 2006). Entre les années 1930 et 2000, la superficie forestière est ainsi passée de 30 000 à 18 500 hectares (Castro-Perez 2007). Dans le piémont, les activités humaines ont conduit à des changements dramatiques du couvert végétal, la forêt mixte originelle ayant été remplacée par des cultures et des implantations urbaines (Arellano *et al.* 2001 ; Castillo-Rodriguez *et al.* 2010).

La végétation de La Malinche, ainsi que celle de la plupart des chaînes montagneuses du centre du Mexique, est contrôlée par des facteurs liés à l'altitude (Rzedowski 1998). La forêt mixte, largement distribuée sur les pentes du volcan, est dominée jusqu'à 2700 m par les forêts de chênes et de pins. Celles-ci sont remplacées par des forêts où dominent les pins entre 2700 m et 3000 m, puis les sapins au-dessus de 3000 m jusqu'à 3800 m, remplacés à leur tour par de la végétation alpine et des pelouses (au-dessus de 3800 m jusqu'à 4100 m environ). Cette limite supérieure de la végétation arborée (3800 mètres), avec le sapin *Abies religiosa* et le pin *Pinus hartwegii*, ne s'observe dans aucune autre montagne au Mexique (Rzedowski & Rzedowski 2001 ; Villers Ruiz *et al.* 2006).

En raison du terrain accidenté et de l'altitude, la Malinche sert de refuge à de nombreuses espèces. On a ainsi répertorié 127 espèces de myxomycètes, 226 espèces de champignons macroscopiques, 404 espèces de plantes, 7 espèces d'amphibiens, 14 espèces de reptiles, 111 espèces d'oiseaux, 37 espèces de mammifères et 11 d'ectoparasites de mammifères (Fernández-Fernández 2005) ; parmi ces espèces, 22 sont endémiques de tout le SVT, et 25 espèces ont un statut de protection (NOM-059-SEMARNAT-2001).

Parmi les amphibiens urodèles, il faut noter la présence remarquable de l'axolotl de Gadov (*Pseudoeurycea gadovii* Dunn 1926), considéré comme endémique du Mexique et sous protection spéciale (NOM-059 SEMARNAT 2001) ainsi que celle de la salamandre lépreuse (*Pseudoeurycea leprosa* Cope, 1869), également endémique et classée dans la catégorie « menacée d'extinction ». En ce qui concerne les reptiles, on trouve à La Malinche les espèces endémiques du Mexique suivantes : le faux caméléon (*Phrynosoma orbiculare cortezzi* Duméril & Bocourt 1870, menacé) ; les lézards *Sceloporus microlepidotus* (Wiegmann 1834) et *S. aeneus* (Wiegmann 1828) ; le scinque *Plestiodon brevirostris* (Günther 1860) ; le « petit dragon » *Baricia imbricata* (Wiegmann 1828) ; ainsi que trois espèces de serpents : *Crotalus triseriatus* (Wagler 1830), *C. ravus* (Cope 1865) et *Thamnopsis scaliger scalaris* (Smith 1942) (Sanchez-Aguilar 2005).

Parmi les mammifères, on peut citer la musaraigne *Sorex oreopulus*, la souris des volcans (*Neotomodon alstoni* Merriam 1898), deux espèces de gauphres à poche dont *Cratogeomys merriami* (Thomas 1893) et *Thomomys umbrinus* (Richardson 1829) et le lapin des montagnes qui est endémique du pays (*Sylvilagus cunicularius* Waterhouse 1848).

Des espèces d'oiseaux et de mammifères remarquables ont été classées dans la catégorie de l'UICN « risque d'extinction » : le Colin arlequin (*Cyrtonyx montezumae* Vigors 1830, fam. Odontophoridae), le blaireau (*Nasua nasua* Linnaeus 1766) et le lynx roux (*Lynx rufus* Schreber 1777) (Norma Oficial Mexicana SEMARNAT-2002).

Dans le cadre de notre étude, nous avons également prospecté trois autres volcans (Pico de Orizaba, Sierra Negra et Cofre de Perote) qui font aussi partie du SVT.

3.4.2. La chaîne volcanique Citlaltépetl (nom náhuatl du Pico de Orizaba) - Cofre de Perote

Le Pico de Orizaba et le Cofre de Perote font partie du SVT et rejoignent la Sierra Madre Oriental. Ce sont tous deux des volcans stratifiés avec des andésites, amphiboles et augite, de l'obsidienne noire et du basalte (Johnson 1970 ; Yarza 1992). Le Cofre de Perote et la partie orientale du Pico de Orizaba sont situés dans l'État de Veracruz ; ils font partie de la province géomorphologique du SVT qui occupe 12,4% de l'Etat avec 8870 km², et sont rattachés à la sous-région de la Marge Orientale du Piémont qui traverse la partie centrale de Veracruz (Geissert & Enriquez 2011). Ce sont des montagnes avec des roches volcaniques du Cénozoïque et des roches sédimentaires du Méso-cénozoïque. Ces deux volcans, aux pentes très abruptes, sont parcourus par des canyons qui datent de la période Pliocène-Quaternaire. Les roches sédimentaires du socle ont été plissées par fracturation par des roches intrusives et par l'édification de roches extrusives (Geissert 1999).

La Chaîne Volcanique Citlaltépetl- Cofre de Perote (CVCCP) sépare le Haut Plateau des plaines côtières du Golfe du Mexique (Concha-Dimas *et al.* 2005). La CVCCP est formée par plusieurs stratovolcans dont l'activité a tendance à se déplacer du nord au sud, avec quelques périodes de chevauchement d'activité depuis le début du Pléistocène (Siebert & Carrasco- Nuñez 2002) : le Cofre de Perote (le plus ancien) avec une activité au début du Pléistocène (Siebert & Carrasco-Nuñez 2002) et le Pico de Orizaba (plus jeune), avec une activité qui commence il y a 650 000 ans et qui continue jusqu'il y a environ 1844 ans (Carrasco-Nuñez & Ban 1994 ; Concha-Dimas *et al.* 2005). La topographie actuelle du paysage montagneux résulte d'une érosion fluviale qui a débuté au Pliocène et a atteint son apogée au cours du Quaternaire (Geissert & Enriquez 2011).

Toute la CVCCP repose sur des roches sédimentaires du Crétacé, qui ont été plissées et chevauchées lors de l'orogénèse du Laramide (ou orogénie laramienne qui a donné naissance à la plupart des montagnes de l'ouest de l'Amérique du Nord, avec en particulier la création des Montagnes Rocheuses mais aussi d'autres montagnes en Alaska et au Mexique, à la fin du Crétacé et au début de l'Eocène) (Moran-Zenteno 1994). Cette déformation a abouti à une tendance structurelle globale d'orientation Nord-Ouest vers le Sud-est. Les roches du Crétacé ont été recouvertes par une séquence sédimentaire volcanique et lacustre au Tertiaire, avec des intrusions locales sur le côté du Haut Plateau (Yañez-García & García-Duran 1982). Les roches sédimentaires du

Mésozoïque et du Tertiaire ont fini par être recouvertes par des laves alcalines et calcaro-alcalines du Miocène moyen et du Pliocène supérieur (Rodriguez *et al.* 2010).

3.4.2.1. Le Pico de Orizaba (Citlaltépetl)

Ce volcan culmine à 5640 mètres d'altitude. Situé entre les Etats de Puebla et de Veracruz, à environ 110 km à l'ouest du port de Veracruz, il fait partie de la SVT dont il constitue le point culminant. C'est également le plus haut volcan d'Amérique du Nord et le second pic volcanique le plus proéminent du monde, après le Kilimanjaro. Son nom en nahuatl est Citlaltépetl, ce qui signifie « Colline de l'étoile », bien qu'un nom plus ancien lui soit également attribué, Poyauhtécatl, qui signifie « Celui qui habite dans les brumes », peut-être par référence au foyer de Tlaloc, un dieu du panthéon aztèque (Montero-García 2008).

Du fait de son altitude, il constitue une barrière orographique conduisant à la formation de glaciers. Actuellement, on note encore une accumulation considérable de glace sur le versant nord, avec également un plus petit glacier sur la face est. Cette montagne, la plus haute du Mexique et la troisième plus haute d'Amérique du Nord (après le Mt. McKinley aux Etats-Unis et le Mt. Logan au Canada), est considérée comme l'une des montagnes les plus enneigées d'Amérique tropicale et l'un des volcans les plus actifs de l'Amérique du Nord (et le cinquième ayant la plus grande activité au Mexique). La fonte des glaciers du Pico de Orizaba donne naissance à plusieurs rivières, dont le fleuve Jamapa.

Il s'agit d'un strato-volcan andésitique situé à l'extrémité sud de la Chaîne Volcanique Citlaltépetl - Cofre de Perote (CVCCP). C'est le seul volcan historiquement actif dans la région, son activité la plus récente datant de 1867 (De la Cruz-Reyna & Carrasco Núñez 2002). Le Pico de Orizaba est le plus jeune volcan d'une chaîne de montagnes dont l'orientation est presque nord-sud et qui comprend (du nord au sud) : le Cofre de Perote, le complexe volcanique La Gloria, Las Cumbres, Citlaltépetl (ou Pico de Orizaba) et la Sierra Negra.

Le volcan se présente sous la forme d'un cône asymétrique : son versant oriental est plus pentu que le versant nord-ouest qui présente des pentes plus douces. C'est sur cette face que l'ascension est la plus aisée et que les glaciers sont le plus développés. Ceux-ci ont fortement érodé la montagne (Palacios & Vázquez-Selem 1996). Au sommet se trouve un cratère elliptique (478 sur 410 mètres) d'une superficie d'environ 155 000 m² et une profondeur maximale de près de 300 mètres. Sa structure est formée par l'intercalation de lave et de cendres. Certaines éruptions se sont produites aux temps historiques, mais on a peu d'informations à leur sujet. En 1537, des coulées de lave ont dévalé les pentes nord et nord-est de la montagne, jusqu'en dessous de 4000 mètres. On sait aussi avec certitude que des éruptions se sont produites en 1545 (et cela pendant 20 années consécutives) ainsi qu'en 1687. Au cours des années 1545, 1566 et 1613, des coulées de lave se sont produites du côté sud. On pense que l'activité a continué jusqu'en 1687, avec des éruptions de plus faible ampleur et un caractère explosif (Höskuldsson & Robin 1993 ; Palacios & Vázquez-Selem 1996). Actuellement, le volcan montre quelques signes d'activité, ce qui lui confère le statut de volcan actif. Lors de sa dernière période éruptive (1537-1687), les glaciers existants avaient disparu, mais comme

la fin de cette période a coïncidé avec le début du Petit Age Glaciaire (PAG XV à XIX), les glaciers se sont vite reformés sur les derniers déversements de lave (Palacios & Vázquez-Selem 1996).

Le socle du Pico de Orizaba est constitué de schistes et de roches calcaires du Crétacé qui ont été plissées et faillées (Hubbard *et al.* 2007 ; Alaniz-Álvarez & Nieto-Samaniego 2007). L'édifice s'est construit en trois phases, la plus récente débutant à la fin du Pléistocène. Il consiste en trois stratovolcans dont les dômes sont imbriqués : le Torrecillas (650 000 à 250 000 ans BP), l'Espolón de Oro (210 000 à 16 000 ans BP) et le Citlaltépetl (depuis 16 000 ans). Ces statovolcans sont principalement constitués d'andésite et de dacite. Il s'agit donc d'une très jeune montagne du point de vue géologique (Macías 2005).



Figure 8. Pico de Orizaba: (a). Vue du sommet avec des neiges éternelles, depuis le côté humide; (b). Végétation du versant sec ; (c). végétation à 3700 mètres, avec vue du sommet ; (d). Forêt sur le versant humide.

Avec une superficie de 197,5 km² au-dessus de 3000 mètres d'altitude, le Pico de Orizaba a été classé (4 janvier 1937) comme Parc National et il est géré par la Commission Nationale des Aires Naturelles Protégées (CONANP : Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). Comme c'est le cas pour tous les Parcs naturels de haute montagne, on note l'absence d'un plan de gestion pour déterminer les usages dans le parc. Dès lors, cette montagne est confrontée à différents problèmes de conservation, la transformation de l'usage des terres étant la menace la plus évidente, les habitats naturels devenant des terres cultivées et des pâturages pour le bétail. Les pratiques illégales de pâturage, de chasse et d'exploitation forestière avec défrichement sont notables.

Le climat sur le flanc oriental (côté au vent) de ce volcan est subtropical et tropical. Ce versant est le plus peuplé, avec des cultures intensives (Hubbard *et al.* 2007). En revanche, la face ouest est essentiellement un désert semi-aride qui rejoint le bassin sédimentaire fermé du Serdan Oriental qui forme un haut plateau à environ 2200 m d'altitude (Hubbard *et al.* 2007). Le type de végétation sur le Pico de Orizaba varie avec l'altitude. Au-dessus de 2700 m sur le flanc ouest et au-dessus de 3200 m du côté oriental se développe la forêt de haute montagne, principalement constituée d'*Abies religiosa* et de *Pinus hartwegii*, avec également des formations fermées de type maquis, principalement du côté ouest du volcan (Hubbard *et al.* 2007).

Les écosystèmes les plus importants du Citlaltépetl sont des forêts de chênes, de pins, de sapins, d'aulne, une forêt mésophile de montagne et les pelouses de haute montagne. À l'étage alpin on a recensé 52 espèces de mousses, dont 10 sont endémiques du Mexique. Parmi les plantes les plus remarquables on peut citer *Lupinus montanus* (Fabaceae), *Juniperus monticola* (Cupressaceae) et plusieurs espèces des genres *Thillandsia* (Bromeliaceae) et *Ribes* (Grossulariacées). Entre 2700 et 2900 mètres d'altitude, les forêts d'*Abies* forment des associations végétales avec *Pinus ayacahuite*, *P. patula*, *Alnus jorullensis* et diverses espèces de chênes comme *Quercus laurina*, *Q. crassifolia*, *Q. dysophylla*, *Q. glabrescens*, *Q. greggii* et de saules comme *Salix oxylepsis* et parfois *S. paradoxa*. Entre 3200 et 3600 mètres d'altitude, la forêt est composée d'*Abies hickelii*, *Pinus pseudostrobus*, *Arbutus glandulosa*, *Alnus firmifolia* et *Quercus sp.* (Ávila Bello 2011).

Les sols où les forêts de sapins se développent au Pico de Orizaba (c'est aussi le cas au Cofre de Perote) sont plutôt des andosols. Ce sont des sols à texture friable, avec une teneur en matière organique comprise entre 0,11 et 0,72%, et un pH légèrement acide. Très fertiles, ces sols sont très sensibles à l'érosion (Ávila Bello 2011). Les forêts d'*Abies* se trouvent le long de pentes fortes, entre 46 à 75 degrés d'inclinaison. Ces forêts couvrent une superficie de 362 ha au Pico de Orizaba (Ávila-Bello et Lopez-Mata 2001) et 1 145 ha sur le Cofre de Perote (Sánchez Vázquez *et al.* 1991). Ces forêts sont fragiles et localement elles régressent fortement en raison de changements dans l'utilisation des terres, principalement du fait du développement des cultures de pommes de terre et de haricots. Depuis plus d'un siècle, la culture de la pomme de terre (*Solanum tuberosum*) est pratiquée au Pico de Orizaba jusqu'à des altitudes entre 2800 et 3200 m (Ávila Bello 2011).

Ce massif abrite une riche faune d'invertébrés et de vertébrés, en partie du fait du contraste très fort entre le versant oriental humide et la face opposée sous le vent. Les mammifères du Parc sont représentés par 19 espèces réparties entre 16 genres, 10 familles et cinq ordres (Martínez-Vázquez 2000). Les Muridae (souris) sont les mieux représentés, avec 7 taxons : *Microtus mexicanus mexicanus* (Saussure 1861), *Neotoma mexicana torquata* (Ward 1891), *Neotomodon alstoni* (Merriam 1898), *Peromyscus maniculatus fulvus* (Osgood 1904), *P. melanotis* (Allen & Chapman

1897), *Reithrodontomys chrysopsis perotensis* (Merriam 1901) et *R. megalotis saturatus* (Allen & Chapman 1897). Le lynx roux (*L. rufus*), les mouffettes (*Mephitis macroura* Lichtenstein, 1832 et *Conepatus mesoleucus* Lichtenstein, 1832), le rat (*N. mexicana*), des gauphres à poche (*Cratogeomys merriami* et *Thomomys umbrinus*) et l'écureuil (*Sciurus oculatus*, Peters 1863) sont rares et difficiles à observer. Le lapin à queue blanche (*Silvylagus floridanus* Allen 1890) est très abondant, tandis qu'à l'inverse les musaraignes *Sorex monticolus* (Merriam 1890) et *S. saussurei* (Merriam 1892), la chauve-souris noire *Eptesicus fuscus miradorensis* (Allen 1866) et la souris des moissons *Reithrodontomys chrysopsis perotensis* (Merriam, 1901) ne sont citées que dans la littérature ancienne et ne sont visibles que dans les collections des musées, ces espèces n'ayant pas été capturées ou observées au cours des 15 dernières années (Martínez-Vázquez 2000). On a noté des traces de présence du coyote (*Canis latrans cagottis* Hamilton-Smith 1839) et de la chauve-souris *Leptonycteris nivalis* (Saussure 1860), qui est en danger d'extinction (NOM 059 SEMARNAT).

Les oiseaux les plus remarquables sur ce volcan sont le geai de Steller (*Cyanocitta stelleri* Gmelin 1788), des colibris, des fauvettes, le junco aux yeux jaunes (*Junco phaeonotus* Wagler 1831), ainsi que des rapaces comme le vautour *Cathartes aura* (Linnaeus 1758) et la buse à queue rousse *Buteo jamaicensis* (Gmelin 1788), ainsi que le colin barbu (*Dendrortyx barbatus* Gould 1846), endémique du Mexique et en danger d'extinction.

3.4.2.2. La Sierra Negra (Atlitzin)

Situé dans l'État de Puebla, sur la frontière avec l'État de Tlaxcala, ce volcan culmine à 4650 mètres. Il est localement appelé Tliltépetl (en nahuatl cela signifie « Montagne Noire ») ou Atlitzin (en nahuatl : « Vénérable seigneur de l'eau »), bien que l'ancien peuple nahua l'appelait Itzactépetl Icní, ce qui signifie « Sœur de la Montagne Blanche », se référant à sa proximité avec le Citlaltépetl (Pico de Orizaba). Apparemment il a fait l'objet de culte ; en 1998-1999 on a en effet découvert une production d'objets en céramique et de nature lithique d'origine locale correspondant à la période classique tardive et au début du postclassique (Montero-García 2008).

Jusqu'au milieu des années 90's du XXe siècle, la Sierra Negra n'a pas été réellement considérée comme l'une des plus hautes montagnes du Mexique, le sommet étant peu fréquenté. On traitait plutôt ce volcan comme une « annexe » du Pico de Orizaba, même si son origine est plus ancienne. Il a fallu attendre la construction du Grand Télescope Millimétrique, en 1997, pour que l'on commence à en savoir plus sur cette montagne.

La Sierra Negra, située à environ 7 km au sud-ouest du Pico de Orizaba, est un stratovolcan andésitique dont la première éruption remonte au Pléistocène (Höskuldsson 1992). Il n'est pas aligné Nord-Sud comme c'est la tendance principale pour les volcans de la région, mais son alignement est plus local avec le Pico de Orizaba et d'autres dômes, notamment ceux de la Chaîne Volcanique Citlaltépetl- Cofre de Perote (CVCCP) (Carrasco-Núñez *et al.* 2006). Le Pico de Orizaba et la Sierra Negra sont des stratovolcans quaternaires reposant sur un sous-sol de roches calcaires du Mésozoïque (Rodríguez *et al.* 2006). La Sierra Negra constitue le cône volcanique le plus méridional du complexe montagneux de la CVCCP, et sa construction remonte au moment des premiers épisodes du mi-Pléistocène qui ont formé le Pico de Orizaba (Carrasco-Núñez 2000).



Figure 9. Sierra Negra: (a). Vue depuis le côté est, avec le Pico de Orizaba au fond à droite ; (b). Côté sec de la montagne, avec au sommet installation du Télescope Millimétrique ; (c). Forêt sur le versant humide.

Ce stratovolcan, formé de coulées de laves andésitiques et d'un mélange basaltique-andésitique, a produit également de nombreuses coulées pyroclastiques, principalement situées sur les faces sud-ouest et ouest (Siebert *et al.* 2003). C'est un volcan ancien dont l'origine remonte à plus de 200 000 années (Carrasco-Núñez 2000), même si Höskuldsson (1992) lui avait donné un âge possible de 0,5 Ma. Il n'y a eu aucune éruption au cours des 10 000 dernières années, raison pour laquelle il est considéré comme dormant ou éteint (Carrasco *et al.* 2006). On a relevé des preuves de

la glaciation d'il y a 8000 ans et, du fait de son altitude, ce volcan a pu avoir des glaciers actifs lors du Petit Age Glaciaire (PAG), mais il n'y a pas suffisamment d'études pour le confirmer.

La Sierra Negra est intégrée dans le « Parc National Pico de Orizaba », malgré avec un habitat dégradé et un état de conservation médiocre. La plupart des forêts ont été défrichées, réduisant leur extension sur le massif. Comme c'est le cas pour les autres montagnes de cette région, les zones de cultures, les friches et les zones urbaines prédominent largement et ont grandement réduit ou éliminé les formations végétales originelles. La Sierra Negra partage certains écosystèmes avec le Citlaltépetl, mais avec une moindre diversité et seulement des forêts de pins, d'aulnes, de sapins, de chênes et des pelouses d'altitude (Fig.9). La raison principale est que la base de ce volcan est déjà située à plus de 2500 mètres d'altitude. Dans la ceinture forestière on trouve deux espèces de pins (*Pinus pseudostrobus* et *P. hartwegii*), plusieurs espèces de *Quercus* ainsi qu'*Abies religiosa* et *Juniperus monticola*. Parmi les autres espèces végétales typiques qui peuvent être trouvées, on relève plusieurs Crassulaceae (*Echeveria secunda*, *Sedum clavifolium*, *S. minimum*, *S. praealtum*), ainsi que *Lamouroxia rhinanthifolia* (Scrophulariaceae), *Ribes ciliatum*, *Senecio roseus*, *Cirsium nivale* (Asteraceae). De nombreux lichens saxicoles se retrouvent sur les rochers : *Rhizocarpon geographicum*, *Umbilicaria biglieri*, *U. hyperborea*, *U. belia*, *U. decusata* et *Hematoma ventosum* (Neyra Jauregui 2012).

L'inventaire des espèces animales de ce volcan n'a pas encore été réalisé. Néanmoins il peut être déduit de la faune du Pico de Orizaba et il pourrait y avoir potentiellement des coyotes (*C. latrans cagottii*), des cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmermann 1780) et peut-être le lynx roux (*L. rufus*), mais leur présence n'est pas attestée. Des rongeurs, comme des espèces de gauthre à poche (*C. merriami* et *T. umbrinus*) sont présentes, surtout dans les sites avec des cultures.

3.4.2.3. Cofre de Perote (Nauhcampatépetl)

Ce volcan, qui culmine à une altitude de 4282 mètres, est la huitième plus haute montagne du Mexique. Situé dans l'Etat de Veracruz, le Nauhcampatépetl ou « Montagne carrée » en nahuatl, est également connu sous le nom de Napatecutli (*Nappa* « quatre fois » et *tecutli* « seigneur »), que l'on peut traduire comme « Le Seigneur des quatre directions », l'une des invocations de Tláloc, dieu aztèque de l'eau. Connecté à l'ouest avec la Sierra de Puebla, ses contreforts se poursuivent à l'est vers la plaine côtière de Veracruz. Le Cofre de Perote est dans la continuité des montagnes de l'Etat de Puebla : Jalacingo, le système montagneux Atzala, Teziutlán, Tlatlauqui et les montagnes de Zacapoaxtla et Huauchinango.

Le Cofre de Perote est formé d'andésites à hypersthène et augite. Creusé de canyons profonds dans ses parties basses, on peut observer sur ses pentes trois coulées de lave (Yarza 2003). Tout comme le Citlaltépetl, c'est un stratovolcan andésitique, composé de laves et de produits pyroclastiques (Geissert *et al.* 1994 ; Negendak *et al.* 1985). Il présente un escarpement de premier plan au sommet. Ses escarpements prononcés sont liés à des événements d'édification-effondrement (Rodriguez *et al.* 2010). Son activité a commencé il y a environ 1,6 Ma (Cantagrel & Robin 1979) et elle a continué pendant le Pléistocène supérieur (Carrasco-Núñez *et al.* 2006). Les roches les plus anciennes que l'on a pu trouver datent approximativement de 1,3 millions d'années

(Carrasco-Núñez & Nelson 1998). Le Cofre de Perote est considéré comme un stratovolcan atypique, par sa forme combinée apparente qui le classe entre les volcans de type stratovolcan et ceux de type bouclier (Vázquez- Selem 2009). Pendant le Dernier Maximum Glaciaire (DMG), entre -21 000 et -14000 ans BP, les glaciers descendaient jusqu'à 3650 mètres d'altitude.

Le Cofre de Perote est un volcan relativement ancien et il est considéré comme éteint. Des effondrements récents ont mis au jour une grande partie de l'intérieur du sommet où une activité hydrothermale se poursuit (Carrasco-Núñez *et al.* 2006). Certains écoulements de laves ont pu être datés : 1,7 Ma (Yáñez-García & García Durán 1982) ; 1,57 Ma (Cantagrel & Robin 1979) ; 1,3 et 0,24 Ma (Carrasco-Núñez & Nelson 1998).

Sur le plan écologique, on distingue dans la partie basse du volcan (au-dessous de 3000 mètres) deux écosystèmes bien contrastés, l'un aride sur le côté Ouest (sous le vent) avec principalement des buissons et des arbustes xérophiles, tandis que sur la face Est (au vent) la présence de nuages et d'une humidité persistante permettent le développement d'une forêt mésophile de montagne.

En 1937, le « Parc national Cofre de Perote » a été déclarée Zone naturelle protégée. Le décret concerne une surface de 11 700 hectares situés au-delà de 3000 mètres d'altitude (Vargas-Marquez 1997). Avec le Pico de Orizaba, il est considéré comme Région Prioritaire Terrestre (RTP: 122), en plus d'être une partie de la Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux Sauvages (AICA: 150) dans le centre de l'Etat de Veracruz (Ruelas-Inzunza 2000). De nombreuses espèces de pins colonisent cette montagne : *Pinus hartwegii*, *P. cembroides*, *P. gregii*, *P. ayacahuite*, *P. pseudostrobus* et, en moindre abondance *P. patula*, *P. teocote* et *P. moctezumae*. Deux espèces des sapins se mêlent à ces pins, *Abies religiosa* et *A. hickelii*, cette dernière espèce étant endémique du Mexique, avec le statut d'espèce menacée : on ne la trouve que dans les Etats de Veracruz, Oaxaca et du Chiapas (Avila-Bello & Lopez-Mata 2001). D'autres espèces remarquables colonisent cette montagne, comme *Castilleja tenuiflora* (Orobanchaceae), *Salix paradoxa* (Salicaceae), *Juniperus monticola* (Cupressaceae), auxquelles il faut adjoindre de nombreuses composées, graminées et plantes succulentes. Les forêts d'Abies, à la différence de ce qu'on trouve au Pico de Orizaba, sont sur des pentes un peu moins fortes, entre 20 et 65° d'inclinaison (Fig.10).

De nombreuses espèces animales ont été recensées au Cofre de Perote. Parmi les reptiles et amphibiens, on note en particulier le serpent à sonnette *C. triseriatus*, les lézards *Sceloporus grammicus* (Wiegmann 1828) et *S. bicanthalis* (Smith 1937), les salamandres *P. leprosa* et *P. naucampatepetl* (Parra-Olea, Papenfuss & Wake 2001) (la première avec des populations vulnérables du fait de la fragmentation de leur habitat entre 2500 et 3200 mètres et la seconde considérée en danger critique par l'UICN) et le lézard alligator *B. imbricata* (endémique du Mexique). Parmi les mammifères on a recensé le lynx roux *L. rufus*, le coyote *C. latrans*, des léporidés du genre *Sylvilagus*, la souris *R. chrysopsis perotensis*, des gauphre à poche (*C. merriami* et *T. umbrinus*) et la musaraigne à petites oreilles du Mexique *Cryptotis mexicana* (Coues 1877). A plus basse altitude et en dehors de la zone d'extension du parc, hors de notre site d'étude, on rencontre l'écureuil de Perote *Spermophilus perotensis* (Merriam 1893). Quant aux oiseaux, les plus remarquables sont la sittelle pygmée *Sitta pygmaea* (Vigors 1839), le bruant rayé *Oriturus superciliosus* (Swainson 1838), le roitelet à couronne dorée *Regulus satrapa* (Lichtenstein 1823) et le piranga orangé *Piranga flava* (Vieillot 1822) (Neyra-Jauregui 2012).



Figure 10. Cofre de Perote : (a). Alpage à 3500 mètres du côté sec ; (b). Vue du volcan avec sa morphologie carré caractéristique ; (c). Lagune à « Valle Alegre » ; (d). Forêt de pins du côté humide.

Bibliographie

- Alaniz-Álvarez S.A., Nieto-Samaniego A.F. (2007) *Geology of México: celebrating the centenary of the Geological Society of México*, Geological Society of America.
- Arellano A., López-Blanco J., Villers-Ruiz L. (2001). Mapa de cobertura vegetal del Parque Nacional La Malinche mediante fotointerpretación y corrección fotogramétrica en línea. Paper presented at the *XVI Congreso Nacional de Geografía*, Mérida, México.
- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L., Loa E. (coords) (2000) *Aguas continentales y diversidad biológica de México*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 327 pp.
- Arroyo- Cabrales J., Carreño A.L., Lozano-García S., Montellano-Ballesteros M. *et al.* (2008) La diversidad en el pasado. Pp. 227-262. In: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México,
- Ávila Bello C.H. (2011) Los bosques de Oyamel. In *Biodiversidad de Veracruz*. Estudio de Estado V1. Andrea Cruz Angón (Coord. Ed. general) Pp. 181-193;
- Ávila-Bello C.H., López-Mata L. (2001) Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous et Gausens) en México. *Interciencia*, 26(6): 244-251.
- Benioff V.H. (1954) Orogenesis and deep crustal structure – additional evidence from seismology. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 66: 385-400.
- Cantagrel J.M., Robin C. (1979) K–Ar dating on eastern Mexican volcanic rocks; relations between the andesitic and the alkaline provinces. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 5: 99–114.
- Castro R. (1999). Historia eruptiva reciente del volcán La Malinche. MSc Thesis. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castro-Govea R., Siebe C. (2007) Late Pleistocene-Holocene stratigraphy and radiocarbon dating of La Malinche volcanum. Central Mexico. *Journal of Vulcanology and Geothermal Rresearch*, 162: 20-42.
- Carrasco-Núñez G. (2000) Structure and proximal stratigraphy of Citlaltépetl volcano (Pico de Orizaba), México. Pp. 247-262. In: Aguirre Díaz H., G. & J.M. Stock (eds.), *Cenozoic volcanism ad tectonics of Mexico*. Boulder, Colorado. Delgado Granados,. *Geological Society of America*, special paper.
- Carrasco E., Aretxaga I., Irvine W.M. (2006) *El Gran Telescopio Milimétrico, dos países vecinos exploran juntos el cosmos*, Instituto Nacional de Astrofísica, Óptica, y Electrónica (INAOE). University of Massachussets Amherst. México. 179 pp.
- Carrasco-Núñez G., Ban, M. (1994) *Geologic map and structure sections of the Citlaltépetl volcano summit area, Mexico. Cartas Geológicas y Mineras no. 9*. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Carrasco-Núñez G., Nelson S. (1998) Edad y tasa de crecimiento del volcán Cofre de Perote. *Primera Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra: México* D.F. 41 pp.
- Carrasco-Núñez G., Díaz-Castellón R., Siebert L., Hubbard B., Sheridan M. F., Rodríguez S. R. (2006) Multiple edifice-collapse events in the Eastern Mexican Volcanic Belt: the role of sloping substrate and implications for hazard assessment. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 158: 151-176.
- Castillo-Rodríguez M., López-Blanco, J., Palacios D. (2007) Multivariate analysis of the location of rock glaciers and the environmental implications in a tropical volcano: La Malinche, (Central México). *Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementbände*, 51, 39–54.

- Castillo-Rodríguez M., López-Blanco J., Muñoz-Salinas E. (2010). A geomorphologic GIS-multivariate analysis approach to delineate environmental units, a case study of La Malinche volcano (central México). *Applied Geography*, 30(4): 629-638.
- Castro Pérez F. (2007) Las montañas: locus sagrado y fábrica de agua. In: M. Loera Chávez Peniche, S. Iwaniszewski, R. Cabrera (coord). *Páginas en la Nieve: estudios sobre la montaña en México*. ENAH, INAH, CCA. 177 pp.
- Castro-Govea R., Siebe, C. (2007) Late Pleistocene-Holocene stratigraphy and radiocarbon dating of La Malinche volcano, Central México. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 162: 20–42.
- Centeno-García E., Busby C., Busby M., Gehrels G. (2011) Evolution of the Guerrero composite terrane along the Mexican margin, from extensional fringing arc to contractional continental arc. *Geological Society of America Bulletin*, 123: 1776–1797.
- Cevallos-Ferriz S.R.S., González-Torres E. (2006) Geological setting and phytodiversity in Mexico, pp. 1-18. In: F.J. Vega-Vera et al. (eds.), *Studies on Mexican paleontology*, Springer Verlag, Dordrecht.
- CONANP, Universidad Veracruzana. (2011) Programa de manejo Parque Nacional Cofre de Perote (documento para consulta pública). 135 p.
- Concha-Dimas A., Cerca M., Rodríguez S.R., Watters R.J. (2005) Geomorphological evidence of the influence of pre-volcanic basement structure on emplacement and deformation of volcanic edifices at the Cofre de Perote-Pico de Orizaba chain and implications for avalanche generation. *Geomorphology*, 72, 19–39.
- Davis A.L.V. (1990) Appendix 2. Evolution and biogeography of dung beetles in relation to vertebrate dung types with emphasis on the Scarabaeinae and Coprinae. In: Climatic change, habitat modification and relative age of dung beetle taxa (Coleoptera: Scarabaeidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae) in the south-western Cape. PhD Thesis, University of Cape Town, Cape Town, south Africa.
- De la Cruz-Reyna S., Carrasco-Núñez G. (2002) Probabilistic hazard analysis of Citlaltépetl (Pico de Orizaba) volcano, Eastern Mexican Volcanic Belt. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 113 (1–2): 307–318.
- Demant A. (1978) Características del eje neovolcánico transmexicano y sus problemas de interpretación. Universidad Nacional Autónoma de México: *Instituto de Geología Revista*, 2: 172–187.
- Demant A., Robin C. (1975) Las Fases del Vulcanismo en México; Una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el cretácico. *Revista del Instituto de Geología U.N.A.M.*, 75(1): 66-79
- Fernández-Fernández J. (2005) Mamíferos. Pp. 137-156. In Fernández-Fernández J., López-Domínguez J.C. (coord.). *Biodiversidad del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala México*, Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de Tlaxcala, 223 pp.
- Ferrari L., López-Martínez M., Aguirre-Díaz G., Carrasco-Núñez G. (1999) Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in Central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*, 27 (4): 303–306.
- Ferrari L., Orozco-Esquivel T., Manea V., Manea M. (2012) The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522: 122-149.
- García E. (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México: UNAM.
- Geissert D. (1999) Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. Investigaciones Geográficas. *Boletín del Instituto de Geografía UNAM*, No 40, pp. 23-47.
- Geissert D., Dubroeuq D., Campos A., Meza E. (1994). Carta de unidades geomorfo- edafológicas de la región natural Cofre de Perote, Veracruz, México. Escala 1:75000. Instituto de Ecología, A.C. –ORSTOM- CONACYT, Xalapa, Veracruz, México.

- Geissert K. D., Enríquez E. (2011) Geomorfología, pp. 53-68. In: *La biodiversidad en Veracruz. Estudio de Estado*. Conabio, Gobierno del Estado de Veracruz, UV, INECOL. México
- Gunn B.M., Mooser F. (1970) Geochemistry of the volcanics of Central Mexico. *Bulletin Volcanologique*, 34 (2): 577-616.
- Halffter G., Arellano L. (2002) Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica*, 34(1): 144-154.
- Halffter G., Edmonds W. D. (1982) *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D.F. 176 pp.
- Heine K., Heide-Weise H. (1973) *Secuencias de erupciones en el volcán de La Malinche y en la Sierra Nevada durante los últimos 40,000 años*. Comunicaciones, 7: 551–558, Fundación Alemana para la Investigación Científica, México.
- Hilger W. (1973) *Observaciones respecto a la geología de la región Puebla-Tlaxcala*. Comunicaciones, 7: 3–6, Fundación Alemana para la Investigación Científica, México.
- Höskuldsson A., (1992) *Le complexe volcanique Pico de Orizaba-Sierra Negra-Cerro las Cumbres (Sud-Est Mexicain) : Structure, dynamismes éruptifs et évaluations des aléas*. Thèse doctorale, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France, 220 pp.
- Höskuldsson A., Robin C. (1993) Late Pleistocene to Holocene eruptive activity of Pico de Orizaba, Eastern Mexico. *Bulletin of Volcanology*, 55: 571-587.
- Hubbard B. E., Sheridan M. F., Carrasco-Núñez G., Díaz-Castellón R., Rodríguez S. R. (2007). Comparative lahar hazard mapping at Volcan Citlaltépetl, Mexico using SRTM, ASTER and DTED-1 digital topographic data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 160(1): 99-124.
- Jáuregui E. (1968) *Mesoclima de la región Puebla-Tlaxcala*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Johnson L.E. (1970) Morfogénesis y clasificación de algunos perfiles derivados de cenizas volcánicas del Pico de Orizaba, Puebla y Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 78pp.
- Kadiri N., Lobo J.M., Lumaret J.P. (1997) Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18: 107-119.
- Krebs, C.J. 1978. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York.
- Lachniet M.S., Vázquez-Selem L. (2005) Last glacial equilibrium lines altitudes in the circum- Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia and Venezuela). *Quaternary International*, 138-139: 129-144.
- Lauer W., Stiehl E. (1973) *La clasificación del clima en la región Puebla-Tlaxcala*. Comunicaciones, 7: 37–46, Fundación Alemana para la Investigación Científica, México.
- Lozano-García M.S., Vázquez-Selem L. (2005) A high elevation pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene*, 15: 329-338.
- Macías J.L. (2005) Geología e historia eruptiva de algunos de los grandes volcanes activos de México. *Boletín de la Sociedad Geológica de México*, Volumen Conmemorativo del Centenario, Temas Selectos de la Geología Mexicana, Tomo LVII, N. 3. p. 379-424.
- Martínez-Vázquez, J. (2000) *Mastofauna de la vertiente occidental (oeste) del Parque Nacional Pico de Orizaba, Puebla* (Fase), 74 pp.
- Metcalf S.E., O'Hara S.L., Caballero-Miranda M., Davies S.J. (2000) Records of Late Pleistocene- Holocene climatic change in Mexico – A review. *Quaternary Science Reviews*, 19: 699-721.

- Metcalfe S. (2006) Late Quaternary environments in the Northern Desert and Central Transvolcanic Belt in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 258-273.
- Montero García I.A. (2008) *Apuntes al mapa Cuauhtínchan II, entre la ciencia y lo sagrado*. Mesoamerican Research Foundation, México. 263 pp.
- Mooser F. (1972) The Mexican Volcanic Belt: Structure and tectonics. *Geofísica Internacional*, 12(2): 55-70.
- Mooser F., Montiel A., Zuñiga A. (1996) *Nuevo mapa geológico de las cuencas de México, Toluca y Puebla: estratigrafía, tectónica regional y aspecto geotérmicos*. México: Comisión Federal de Electricidad (CFE).
- Morán-Zenteno D.J. (1994) Geology of the Mexican republic. American Association of Petroleum Geologist. *Studies in Geology*, 39, 160 pp.
- Nance R.D., Miller B.V., Keppie J.D., Murphy J.B., Dostal J. (2006) Acatlán Complex, southern Mexico: record spanning the assembly and breakup of Pangea. *Geology*, 34: 857–860.
- Negendank J. F. (1972) Volcanics of the valley of México, Part I: Petrography of the Volcanics. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Abhandlungen*, 116 (3): 308-320.
- Negendak J.F.W., Emmerman R., Krawczyk R., Mooser F., Tobschall H., Werle D. (1985) Geological and geochemical investigations on the Eastern Transmexican Volcanic Belt. *Geofísica Internacional*, vol. 24(4): 477-575.
- Neyra-Jáuregui J.A. (2012) *Guía de las Altas Montañas de México y una de Guatemala*. CONABIO. 413 pp.
- Nichols E., Gardner T.A., Peres C.A., Spector S., The Scarabaeinae Research Network. (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, 118: 481-487.
- Ortega- Gutiérrez F., Ruiz J., Centeno-García E. (1995). Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the late Paleozoic. *Geology*, 23, 1127–1130.
- Palacios D., Vázquez-Selem L. (1996) The Geomorphic Effects of the Retreat of Jamapa Glacier, Pico de Orizaba Volcano. *Geografiska Annaler, Series A, Physical Geography*, 78 (1): 19-34.
- Pardo M., Suárez G. (1995) Shape of the subducted Rivera and Cocos plates in southern Mexico: seismic and tectonic implications. *Journal of Geophysical Research*, 100: 12357–12373.
- Rodríguez S. R., Mora-González I., Murrieta-Hernández J. L. (2006) Flujos de baja concentración asociados con lluvias de intensidad extraordinaria en el flanco sur del volcán Pico de Orizaba (Citlaltépetl), México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, Número Especial de Geología Urbana*, 2: 223-236.
- Rodríguez S.R., Morales-Barrera W., Layer P., González-Mercado E. (2010) A quaternary monogenetic volcanic field in the Xalapa region, eastern Trans-Mexican volcanic belt: geology, distribution and morphology of the volcanic vents. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 197: 149–166.
- Ruelas-Inzunza E., Cruz O., Maynard L. (2000.) "AICA-150, Centro de Veracruz". In: *Aéreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México*. Arizmendi, M.C. & L. Márquez Valdelamar (eds.) Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, CONABIO, CCA, National Fish and Wildlife foundation, Bird Life International, SEMARNAP, American Bird Conservancy, National Audubon Society, Ubipro- Iztacala, Sida Natur, UNAM, United States Agency for International Development, The David and Lucille Packard Foundation, Sociedad Mexicana de Ornitología, CIPAMEX. 440 pp.
- Rzedowski J. (1998). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-145. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. (eds.), *Diversidad Biológica de México, Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Rzedowski G.C., Rzedowski J. (2001) *Flora Fanerogama del Valle de México*, Instituto de Ecología, A.C., CONABIO. Pátzcuaro Michoacán. 1406 pp.

- Sánchez Vázquez R., Pineda-López M.R., Hernández-Martínez, A. (1991) Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl et Cham. En el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 16: 45-55.
- SEMARNAT (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección Ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión exclusión o cambio, lista de especies en riesgo. Diario Oficial, miércoles 6 de marzo 2002. Segunda sección.
- Siebert L., Carrasco-Núñez G. (2002) Late-Pleistocene to pre-Columbian behind-the-arc mafic volcanism in the eastern Mexican Volcanic Belt; implications for future hazards. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 115: 179–205.
- Siebert L., Calvin C.L., Kimberly P., Luhr J.F., Kysar M.G. (2003) *Volcanoes of Mexico* (CD-ROM): Smithsonian Institution, Global Volcanism Program, Digital Information Series, GVP-6.
- Vargas- Márquez F. (1997) *Parques Nacionales de México. Vol. 1. Zonas Centro, Occidente y Oriente; aspectos físicos, sociales, legales, administrativos, recreativos, biológicos, culturales, situación actual y propuestas en torno a los parques nacionales de México*. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (Semarnat) 343 pp.
- Vázquez- Selem L., Heine K. (2004) Late Quaternary glaciation in Mexico, pp.233-242. In: Ehlers, J. & P.L. Gibbard (eds). *Quaternary glaciations: Extent and Chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*. Elsevier, Amsterdam
- Vázquez- Selem L. (2009) Las glaciaciones y el paisaje glacial. Pp. 7-9. In: Luna P., A. Montero & R. Junco (coords), *Las aguas Celestiales, Nevado de Toluca*. Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Arqueología subacuática. México D.F. 165 pp.
- Villers Ruíz L., Rojas García F., Tenorio Lezama P. (2006) *Guía Botánica del Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala-Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Ciencias de la Atmósfera e Instituto de Biología. 196 pp.
- Yañez-García C., García-Durán S. (1982) *Exploración de la Región Geotérmica Los Humeros-Las Derrumbadas, Estados de Puebla y Veracruz*. Comisión Federal de Electricidad. Internal Report.
- Yarza E. (1992) *Volcanes de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México, 173 pp.
- Yarza E. (2003) Los volcanes del Sistema Volcánico Transversal. *Investigaciones geográficas*, (50): 221-234.

4. Matériels et méthodes

The rise of the ecologist almost exactly parallels the decline of the naturalist.

P. B. Sears

4.1. Les sites d'échantillonnage dans la ZTM

Nos travaux de terrain ont été focalisés sur la partie Est du Système Volcanique Transversal (SVT) qui fait partie de la Zone de Transition Mexicaine (ZTM), plus précisément au niveau des volcans de la Malinche, du Cofre de Perote, du Pico de Orizaba et de la Sierra Negra.

L'effort d'échantillonnage des insectes coprophages s'est poursuivi pendant trois ans (2011, 2012 et 2013), concentré sur les mois de juin, juillet et août de chaque année, en effectuant pour chaque massif un glissement d'un mois sur l'autre entre les années afin de balayer pour chacun d'entre eux la période de l'année la plus ample (3 mois) et avoir ainsi une approche la plus exhaustive possible des communautés de coprophages de chaque massif. Par exemple, on a échantillonné un même massif en juin 2011, puis en juillet 2012 et enfin en août 2013 afin de couvrir trois mois différents sur trois ans et avoir des critères de comparaison avec les autres massifs sur des périodes équivalentes, sachant qu'il fallait à chaque fois presque un mois de travail de terrain pour couvrir un seul massif, compte tenu des difficultés d'accès et de l'amplitude du travail à réaliser à chaque fois.

Pour chaque massif, deux niveaux d'altitude ont été retenus (~ 2700 et ~ 3500 mètres, avec pour chaque niveau deux expositions (versant au vent et versant sous le vent), soit quatre sites par volcan, dont les caractéristiques générales sont résumées dans le Tableau 1. Les caractéristiques particulières (type de végétation, température et humidité) ont été relevées pour chacun des pièges. Ces données seront utilisées ultérieurement pour des analyses plus détaillées sur l'effet de la température sur les abondances des espèces. Cette partie est encore en cours de développement avec Jorge Lobo et n'est pas incluse dans cette thèse.

Chaque «site» correspondait à un secteur de 500 x 500 mètres, avec une physionomie paysagère la plupart du temps hétérogène, mais avec au moins deux types différents de végétation de manière à couvrir des parties ouvertes et des parties fermées qui sont des critères pouvant influencer sur la distribution spatiale fine des insectes coprophages (Galante *et al.* 1993, Arriaga *et al.* 2012).

Tableau 1. Caractéristiques générales de chaque site échantillonné.

Volcan	Versant	Altitude (m)	Coordonnées du site	Matrice de végétation	Végétation entourant les pièges et les zones de prélèvement des insectes	Température (°C) moyenne des mois échantillonnés	Humidité (%) moyenne des mois échantillonnés	Propriétés du sol
La Malinche	Est (au vent)	3300 – 3500 (haute)	19°14' N, 97°59' O	Forêts dominantes bien conservées avec localement des zones ouvertes avec des buissons (Station scientifique La Malinche).	forêts bien conservées avec quelques pâturages dans les parties ouvertes	13.5	72.93	Sablo-limoneux à sableux localement. De nombreux blocs et rochers affleurant.
		2700-2900 (basse)	19°15' N, 97°58' O	Matrice de pâturages avec des lambeaux forestiers, de plus en plus denses en s'approchant des contreforts du volcan. Des zones intermédiaires avec des buissons.	Forêts vers l'amont et cultures vers l'aval	13.98	77.25	Limono-sableux dans les pâturages, limoneux avec plus de matière organique dans les secteurs avec forêt.
	Ouest (sous le vent)	3300 – 3500 (haute)	19°15' N, 98°02' O	Forêt bien conservée (proche du Centro Vacacional La Malinche).	Forêt bien conservée	14.4	67.2	Limoneux - humifère
		2700-2900 (basse)	19°14' N, 98°05' O	Matrice de forêts avec des pâturages et des parties avec des buissons.	Forêts, pâturages et cultures dans la partie proche des communautés villageoises.	16.57	73.06	Limoneux, limono-sableux plutôt dans les zones avec des buissons.
Pico d'Orizaba	Est (au vent)	3300 – 3500 (haute)	19°02' N, 97°12' O	Pâturage avec des zones de buissons et de forêt	Pâturages et forêt	13.88	85.62	limoneux, avec des zones plus humifères.
		2700-2900 (basse)	19°02' N, 97°10' W	Grande parcelle de forêt avec des zones de buissons et quelques pâturages	Pâturages, cultures et alignements résiduels de forêt	19.34	74.3	limoneux et limono-sableux

Pico de Orizaba	Ouest (sous le vent)	3300 – 3500 (haute)	19°04' N, 97°15' O	Pâturage avec des zones de buissons et des lambeaux forestiers.	Pâturages, cultures et une zone de forêt qui suit le relief accidenté.	14.84	67.52	limoneux et limono-argileux
		2700-2900 (basse)	19°02' N, 97°10' O	Forêt native et reboisements, avec des zones de pâturage.	Forêt, cultures à proximité des communautés villageoises.	17.09	73.65	limono-argileux
Sierra Negra	Est (au vent)	3300 – 3500 (haute)	18°57' N, 97°17' O	Zone de transition (écotone) entre forêt et cultures, avec des pâturages et des haies forestières séparant les cultures.	Forêts et cultures, avec le même principe, de nombreuses cultures séparées par des lignes d'arbres.	11.67	83.39	limoneux et limono-sableux.
		2700-2900 (basse)	18°54' N, 97°18' O	Forêts (pin, Quercus) avec des zones de buissons.	Forêt du côté du relief accidenté et cultures dans les plaines.	15.61	74.30	limoneux
	Ouest (sous le vent)	3300 – 3500 (haute)	19°00' N, 97°20' O	Pâturages et buissons, avec des petits lambeaux forestiers.	Pâturages, avec et des zones de forêt là où le relief est le plus accidenté.	11.63	81.77	limoneux, avec des zones très rocheuses (buissons).
		2700-2900 (basse)	18°59' N, 97°24' O	Forêt de Cupressus et pins avec des buissons.	Pâturages et cultures en mélange, très proches des communautés villageoises et petits villages. Proche du plateau.	14.60	83.29	limoneux, avec des zones limoneuses (cendres volcaniques) et rocheuses.
Cofre de Perote	Est (au vent)	3300 – 3500 (haute)	19°30' N, 97°07' O	Matrice avec un mélange de buissons et forêts, avec des zones des pâturages.	Forêts et pâturages, avec plus vers le bas une matrice de forêts et cultures.	16.26	75.86	limoneux-humifère sur la majorité du site d'échantillonnage.
		2700-2900 (basse)	19°24' N, 97°08' O	Forêt bien conservée	Forêt ; cultures lorsqu'on se rapproche des communautés villageoises.	14.77	84.07	limoneux humifère

Cofre de Perote	Ouest (sous le vent)	3300 – 3500 (haute)	19°27' N, 97°10' W	Forêt avec des zones de buissons	Forêt, cultures plus en contrebas de la station.	16.39	73.14	limoneux ; limono-sableux ponctuellement , et quelques zones plus rocheuses.
		2700-2900 (basse)	19°30' N, 97°13' O	Zone des pâturages et de buissons avec des lambeaux forestiers en longueur, plutôt utilisés pour délimiter des parcelles.	Cultures, pâturages et alignements résiduels de lambeaux forestiers.	21.58	55.69	limoneux ; plus humifère dans les zones avec des arbres.

*haute : 3300 – 3500 mètres ; basse : 2700-2900 mètres.

4.2. Techniques de collecte des insectes coprophages

Pour chaque site, trois types d'échantillonnage ont été mis en œuvre : piégeage systématique avec des pièges attractifs (modèle dérivé du type CSR décrit par Lobo *et al.* 1988 et Veiga *et al.* 1989) ; collecte par chasse directe sur chaque site (fouille des nids de Geotrupini et de *Copris*, recherche dans les déjections du bétail) et collecte après excavation des nids de Geomyidae (rongeurs : gauphres à poche).

Les deux premières méthodes ont permis de collecter les espèces coprophages actives à la surface du sol et qui se nourrissent des déjections des herbivores et omnivores. La troisième méthode a permis d'échantillonner les espèces pholéophiles étroitement liées aux nids des rongeurs, qui se trouvent très rarement en surface et que l'on ne peut capturer avec les pièges classiques utilisés pour les insectes coprophages.

4.2.1. Piégeages

Un piégeage systématique a été effectué sur chaque site, avec dix pièges attractifs appâtés avec des excréments humains. Les pièges ont été séparés les uns des autres par au moins 60 mètres de manière à couvrir la surface la plus grande possible. L'appât a été mis en place et laissé pendant 48 heures, puis changé et le processus a été renouvelé pour les 48 heures suivantes, soit deux replicats par piège et par année, soit un total de 6 répétitions par piège et par site sur l'ensemble de l'étude (3 années successives de piégeages). Pour chaque massif volcanique l'échantillonnage ayant porté sur quatre sites, nous avons ainsi disposé pour chacun de 24 x 10 prélèvements (dix pièges par site) sur l'ensemble des trois ans.

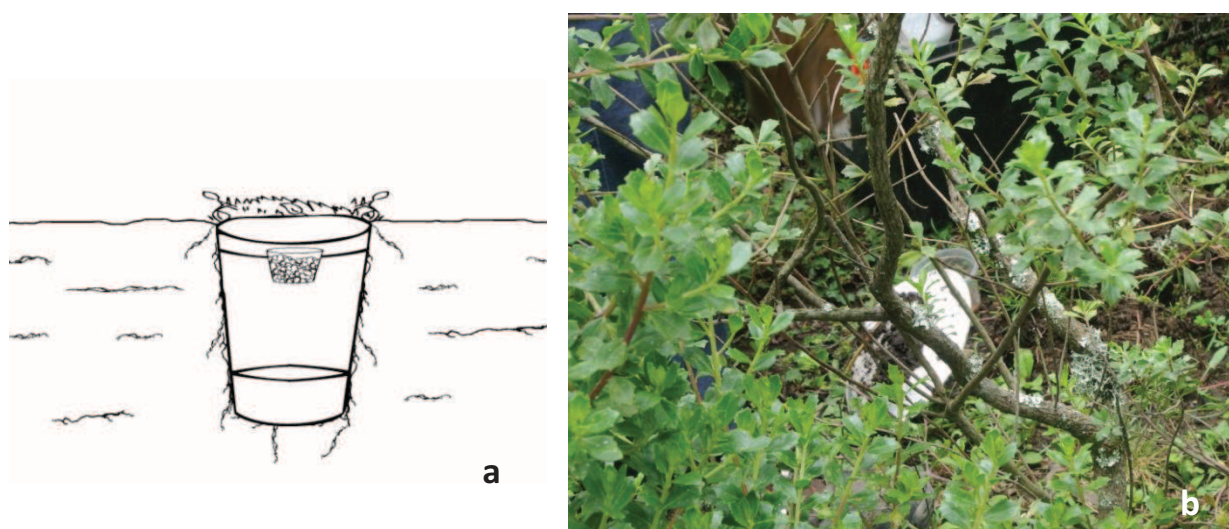


Figure 11. (a). Schéma du piège attractif utilisé pour l'échantillonnage (dessin E. Arriaga) ; (b). Installation d'un piège au milieu d'un buisson au Pico de Orizaba.

Le piège utilisé se compose d'un récipient enterré au ras du sol, à l'intérieur duquel est placé un peu d'eau et de détergent pour attraper les coléoptères. Sur le dessus du récipient, est placé un autre récipient plus petit en taille et diamètre (fixé avec des fils métalliques) dans lequel l'appât (excréments humains) est placé. La disposition de l'appât de cette manière permet la collecte du matériel biologique d'une manière hygiénique et plus efficace, parce que tous les coléoptères tombent dans le liquide sans contact avec les selles. Au-dessous et autour du piège, des herbes ou des feuilles étaient disposées pour camoufler un peu le dispositif et éviter la rentrée d'eau de pluie (Fig. 11.).

4.2.2. Collecte directe

La collecte directe des insectes a été réalisée exactement dans les mêmes sites où les pièges ont été disposés de manière à compléter l'inventaire des espèces par site et surtout par montagne. Entre vingt et vingt-cinq bouses présentant des traces d'activité récente par des bousiers de grande taille ont été minutieusement fouillées. La collecte des Aphodiinae a été réalisée en fouillant l'intérieur des bouses (cœur et croûte) et les premiers horizons du sol sous-jacent, sur une dizaine de centimètres de profondeur. Dans le cas des espèces de Geotrupini et *Copris*, le suivi des galeries a été fait très soigneusement afin de noter toutes les caractéristiques du nid (forme, angle d'accès à la chambre de ponte ou au nid, nombre de loges, profondeur ...) (Fig. 12).



Figure 12. (a). Déjections avec des entrées de galeries de Scarabaeoidea ; (b) . Excavation d'un nid de *Ceratotrupes* au Pico de Orizaba ; (c). Traces de la présence d'un Scarabaeoidea à côté de déjections de brebis ; (d). *Copris armatus* nouvellement éclos, encore présent dans sa boule-nid à La Malinche.

4.2.3. Excavation des nids de rongeurs

Quelques espèces du Scarabeoidea présentent une association étroite avec les terriers de rongeurs. Ces espèces ont coévolué avec leurs hôtes. Ces insectes coprophages font partie de la faune caractéristique des hautes montagnes ; il était donc important d'échantillonner aussi ces espèces associées aux rongeurs dans les sites de notre étude. Les gauphres à poche sont des rongeurs solitaires, herbivores, et ils sont cantonnés le plus souvent aux zones avec un sol friable et profond (Chase *et al.* 1982; Patton 1990). En général les nids se trouvent à une grande profondeur dans le sol (jusqu'à un mètre et demi de profondeur), même si quelquefois on peut trouver des nids très superficiels, à environ 30 cm de profondeur (Arriaga-Jiménez pers. obs.).



Figure 23. (a). Vue du suivi des galeries et de ses bifurcations ; (b). Galeries des gauphres, descendant souvent à plus d'un mètre et demi de profondeur ; (c). *T. umbrinus* ; (d). Nid d'un gauphre, constitué d'une accumulation d'herbes et de paille.

L'échantillonnage dans les nids de rongeurs a été moins systématique que l'utilisation des deux techniques de capture des insectes décrites précédemment, car il n'y avait pas toujours de traces de rongeurs (Geomyidae) dans chacun des sites d'échantillonnage. Dans ce cas nous avons recherché des nids de Geomyidae dans les aires contiguës aux sites choisis. Nous avons privilégié les terrains adjacents aux cultures, les cultures abandonnées et les zones présentant une mosaïque de cultures et de végétation native. Lorsque des traces de terriers récemment utilisés ou des terriers frais ont été repérés, nous avons procédé à l'excavation des nids. Il s'agit d'un travail très physique, et de plus très aléatoire car trouver des traces de terriers ne signifie pas qu'on accèdera au nid du rongeur ou à ses latrines souterraines. Il est compliqué de suivre les galeries car celles-ci bifurquent (jusqu'à quatre divisions), disparaissent, descendent très profondément ou amènent directement aux cultures en place, obligeant à renoncer à poursuivre (Fig. 13).

Dans tous les cas, tous les insectes prélevés selon ces trois techniques d'échantillonnage ont été placés dans des flacons étiquetés contenant de l'éthanol à 90% avant montage au laboratoire et identification. Les coléoptères capturés dans les nids des rongeurs, ainsi que quelques spécimens de Geotrupini, ont été conservés à part pour effectuer des analyses moléculaires ultérieures.

4.3 Analyse de la biodiversité

La biodiversité ou diversité biologique est définie comme «la variabilité des organismes vivants de toutes origines y compris, entre autres, celle des écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques, ainsi que celle des complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces, entre espèces et celle des écosystèmes » (PNUE 1992). Le terme comprend, par conséquent, différentes échelles biologiques, depuis la variabilité dans la composition génétique des individus et des populations, l'ensemble des espèces qui comprennent des groupes fonctionnels et des communautés entières, jusqu'à des communautés entières d'un paysage ou d'une région (Solbrig 1991 ; Halffter & Ezcurra 1992 ; Heywood 1994 ; PNUE 1992, Harper & Hawksworth 1994 ; Moreno 2001).

Cela signifie qu'on peut appréhender la diversité à différents niveaux :

- La diversité au niveau génétique ;
- La diversité des espèces : la diversité **alpha** est la richesse en espèces d'une communauté particulière ;
- La diversité au niveau de la communauté : la diversité **bêta** est le degré de changement ou le remplacement de la composition des espèces entre les différentes communautés dans un paysage.
- La diversité **gamma** est la richesse en espèces de toutes les communautés qui composent un paysage, résultant à la fois des diversités alpha et bêta (Whittaker 1972).

4.3.1 Courbes d'accumulation

La méthode de raréfaction, conçue par Sanders (1968) et corrigé pour Hulbert (1971), permet de comparer la diversité de deux collections obtenues en utilisant une pression d'échantillonnage différente. Lorsqu'on prélève des individus de différentes espèces dans un secteur donné, une plus grande pression d'échantillonnage a pour conséquence d'augmenter la diversité, c'est-à-dire qu'on obtient en principe d'autant plus d'espèces que nous ajoutons des individus à l'échantillon de prélèvement. En conséquence, avec deux échantillons ayant un nombre d'individus différent, on obtiendra plus d'espèces dans l'échantillon le plus large, même s'ils proviennent de populations ayant la même diversité. Pour résoudre ce problème, il serait nécessaire de savoir combien d'espèces nous aurions obtenues dans l'échantillon le plus grand si nous n'avions recueilli seulement que le nombre d'individus de l'échantillon le plus petit. Sanders (1968) a donc proposé une méthode pour « raréfier » l'échantillon le plus large, qui consiste essentiellement à diminuer le nombre d'individus en maintenant la proportion entre les espèces. Ainsi, le nombre des espèces est celui que nous aurions obtenu si l'échantillon le plus large avait été de la taille du plus petit.

Avec les données obtenues à partir du calcul de la raréfaction, nous pouvons construire point à point une courbe qui représente l'augmentation de la richesse en espèces (S) en fonction de l'augmentation du nombre d'individus collectés. De telles courbes sont appelées courbes de raréfaction. En comparant les courbes produites à partir de plusieurs échantillons, il est possible de comparer la diversité (en termes de richesse en espèces) de ces échantillons.

Tipper (1979) précise le contexte dans lequel il est approprié d'utiliser cette technique, notant un certain nombre de préconisations qui doivent être prises en compte :

- ✓ La raréfaction ne peut pas être utilisée comme une méthode pour vérifier si l'échantillonnage était suffisant ; la technique sert cependant à détecter s'il y a un sur-échantillonnage.
- ✓ La répartition spatiale de chaque espèce dans la communauté doit être homogène.
- ✓ Les échantillons doivent appartenir à la même communauté.
- ✓ Les échantillons à comparer doivent correspondre à des taxons similaires.
- ✓ Les échantillons doivent avoir été obtenus par des procédures d'échantillonnage standardisés.
- ✓ Les échantillons doivent avoir été obtenus à partir d'habitats similaires.

Cependant, la raréfaction part de deux hypothèses de base qui mettent en doute son utilité. D'une part, on suppose que les individus sont répartis au hasard dans l'écosystème et que les collections sont des échantillons aléatoires de ces individus (Hulbert 1971 ; Gray 2002). De la sorte tous les individus devraient avoir la même probabilité d'être capturés dans la zone d'étude, avec les méthodes d'échantillonnage utilisées. Toutefois, en raison de biais purement méthodologiques (par exemple la technique d'échantillonnage utilisée), certaines espèces peuvent être mieux échantillonnées que d'autres et donc sur-représentées dans l'échantillon. En outre, les biologistes

échantillonnent rarement tout à fait au hasard ; ils placent plutôt des unités d'échantillonnage au hasard et tous les individus capturés sont considérés ensemble comme faisant partie du même échantillon. Cela veut dire qu'il a quand même un biais méthodologique qui fait partie de la technique d'échantillonnage elle-même, car il y aura des espèces plus susceptibles d'être capturées que d'autres (Gotelli & Colwell 2001). La raréfaction a aussi comme inconvénient le fait de ne pas utiliser toutes les informations car, pour comparer les échantillons prélevés, on s'appuie sur les effectifs des échantillons ayant le moins d'individus collectés. Enfin cette méthode d'analyse ne devrait être utilisée que pour comparer des habitats similaires (Krebs 1989).

Lors de la construction d'une courbe d'accumulation des espèces, la première chose à décider est la façon de quantifier l'effort d'échantillonnage (Hortal & Lobo 2002). Une fois que l'on a décidé de l'unité d'effort à fournir, la courbe d'accumulation des espèces est établie en confrontant l'augmentation du nombre d'espèces ajoutées à l'inventaire avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage fait. La forme de cette courbe peut varier en fonction de l'ordre dans lequel on examine les différents échantillons, ou lors d'ajouts à l'inventaire. Des biais temporels ou spatiaux de la répartition de l'effort d'échantillonnage peuvent avoir un effet sur la forme de la courbe. En fait, un ensemble de données peut conduire à toute une famille de courbes selon l'ordre dans lequel les échantillons sont saisis. Par conséquent, un prétraitement est nécessaire pour « assouplir » la courbe, dans lequel l'ordre d'entrée des unités d'effort d'échantillonnage (n) est randomisé, pendant que le nombre moyen d'espèces (S_n) calculé aura une valeur de n comprise entre 1 et le nombre total d'unités d'effort (Colwell 2000). De la sorte on obtient la « courbe idéale » ou la moyenne statistique lors de l'ajout d'espèces avec un effort d'échantillonnage croissant. Pour évaluer la qualité de l'échantillonnage, il faut donc trouver une fonction qui décrit sa courbe d'accumulation. Plusieurs fonctions différentes ont été proposées pour modéliser la relation entre l'effort d'échantillonnage et le nombre d'espèces trouvées (Soberón & Llorente 1993 ; Colwell & Coddington 1994). Les plus utilisées sont la fonction exponentielle négative et l'équation de Clench (Fagan & Kareiva 1997 ; Moreno & Halffter 2000).

Pour construire les courbes d'accumulation de nos données, nous avons utilisé le logiciel EstimateSWin820 (Colwell 2000, 2009). Les données de nos échantillons prélevés pendant les 3 ans ont été saisies dans une base des données pour réaliser ces calculs. L'effort d'échantillonnage considéré pour les calculs a été chacun des pièges disposés sur chaque montagne. Une courbe de raréfaction générale pour l'ensemble du paysage (les 4 montagnes) a été calculée, avec les singletons et doubletons. Nous avons également calculé une courbe pour chaque montagne afin de pouvoir effectuer des comparaisons entre elles.

4.3.2 Diversités alpha, beta et gamma

La diversité alpha (α) est le nombre d'espèces présentes dans une localité (communauté). Whittaker (1960, 1972) a forgé cette définition en supposant qu'il y a une certaine homogénéité dans une localité, de sorte que α est la richesse biologique d'un habitat particulier. La localité (échelle spatiale dans laquelle un organisme développe son cycle de vie complet ; pour un ensemble d'espèces c'est plutôt l'échelle dans laquelle les organismes d'une même population interagissent)

varie selon le type d'organismes, pouvant aller du centimètre pour les bactéries à des kilomètres carrés pour les vertébrés (Whittaker *et al.* 2011). Loreau (2000) définit la diversité α comme une mesure du nombre d'espèces habitant un espace, sans tenir compte des processus sous-jacents, même à l'échelle régionale. La définition α est également un concept de temporalité, car les espèces enregistrées dans toutes les régions sont liées à une période relativement courte, dans laquelle les conditions de l'habitat sont restées relativement stables. Ainsi, ce concept de diversité α implique de tenir compte de la prédominance des facteurs locaux (écologiques) « relativement homogènes » sur des facteurs biogéographiques et évolutifs, soit autour de l'hétérogénéité intrinsèque aux grandes régions géographiques, pour déterminer le nombre d'espèces.

D'après Halffter & Moreno (2005), la richesse en espèces pour l'ensemble d'un paysage s'appelle diversité gamma (γ). Cela veut dire la diversité présente dans un ensemble de sites ou communautés qui composent un paysage. Bien évidemment cette définition dépend de la sélection de la zone d'étude. Le facteur par lequel la richesse en espèces dans une région donnée dépasse la richesse moyenne ($\bar{\alpha}$) des espèces des localités dans cette région a été défini par Whittaker (1960) comme étant la diversité bêta (β_w), c'est-à-dire :

$$\beta_w = \gamma / \bar{\alpha}$$

Les concepts de diversité α , β et γ se déclinent à différentes échelles et dans la pratique les termes locaux et régionaux sont utilisés dans un sens relatif. La diversité α est une richesse à une échelle ou une résolution plus petite ou plus fine que la diversité γ ; tandis que β est le rapport entre le nombre d'espèces dans une région et la moyenne des diversités des emplacements ($\bar{\alpha}$) de la région.

Koleff et Soberon (2008) décrivent la diversité β comme l'indicateur de l'hétérogénéité écologique entre différentes sous-unités de la région. La diversité β est utilisée pour se référer à plusieurs concepts étroitement liés, tels que le changement spatial dans la composition en espèces (voir par exemple Koleff 2002), la différenciation entre deux assemblages d'espèces (voir Mourelle & Ezcurra 1997 ; Pineda *et al.* 2005), ou pour identifier les domaines de transition (Williams 1996) et la mise à l'échelle (scaling) de la diversité (Rodríguez 2006), entre autres. En conséquence de cette variété de concepts pour β , il existe différentes méthodes et mesures pour évaluer cette composante de la diversité, bien que toutes les méthodes impliquent essentiellement qu'une région soit divisée en « localités ». Toutefois, lorsqu'on veut comparer la diversité α entre deux endroits, idéalement on devrait utiliser la même taille pour ces zones, en prenant en compte la relation espèces-surface (« Species Area Relationship » décrite par Arrhenius en 1921 ; voir à ce sujet Harte & Knizing 1997).

La diversité α moyenne et la composante β de la diversité régionale sont très informatives car toutes les deux sont influencées par différents ensembles de facteurs (Schmida & Wilson 1985 ; Cornell & Lawton 1992 ; Rodríguez *et al.* 2003) qui ne sont pas nécessairement liés entre eux (Orme *et al.* 2005), mais que nous ne pouvons pas strictement les séparer car ils interagissent à différentes échelles (Koleff 2002).

Il a été prouvé mathématiquement que β_w représente l'inverse de la proportion de l'aire moyenne de la région où habitent les espèces (Routledge 1977 ; Rodriguez *et al.* 2003 ; Soberón *et al.* 2005). Cette relation implique que la région qui a des valeurs élevées de β_w a des espèces qui occupent, en moyenne, des aires plus petites que la région considérée.

Selon Halffter *et al.* (2005), la diversité au Mexique est unique dans sa variété d'écosystèmes et le nombre d'espèces, avec une grande proportion d'endémiques. Cette diversité d'espèces forme des configurations spatiales complexes qui sont la résultante des évolutions contrastées de la végétation et des paysages conduisant à des compositions en espèces différentes entre des sites relativement proches. Une meilleure compréhension des schémas et patrons de répartition des espèces est essentielle, non seulement pour la recherche fondamentale en écologie, mais aussi pour la biologie de la conservation des espèces. L'objectif principal de la composante β est la description des patrons de distribution et, à un moindre degré, la recherche des variables liées à cette composante de la diversité.

Les groupes d'invertébrés ont été peu étudiés au Mexique dans cette perspective. Il faut citer cependant le travail de Soberón *et al.* (2005) sur les papillons diurnes, ainsi que les études d'Escobar (2005) et de Favila (2005) sur les bousiers qui sont parmi les indicateurs utilisés pour évaluer l'état de conservation des écosystèmes.

4.3.2.2 Diversité alpha, beta et gamma des différents niveaux ($q=0$, $q=1$, $q=2$)

La pléthore d'indices de diversité et leur comportement parfois contradictoire a conduit certains auteurs à conclure que le concept de diversité pouvait peut-être être dénué de sens (Hurlbert 1971). Cela ne veut pas dire que le concept de diversité n'a pas de signification, mais qu'on l'a confondu avec les indices utilisés pour mesurer celle-ci, en précisant qu'un indice de diversité n'est pas nécessairement en soi une « diversité » (Jost 2006).

Presque tous les indices qui ont une relation avec la diversité d'espèces sont des fonctions de l'équation suivante :

$$\sum_{i=1}^S p_i^q \quad (\text{Equation 1})$$

où p_i est l'abondance relative de l'espèce i . Cela signifie que l'abondance de l'espèce i est divisée par la somme totale des abondances de la richesse total (S) qui font partie de la communauté. L'exposant q correspond à l'ordre de la diversité (q est égal à 0, ou 1, ou 2) (Hill 1973 ; Jost 2006).

Les indices correspondant à la « True diversity » sont ceux qui sont calculés en tenant compte du nombre réel des espèces. Ils sont le résultat de la transformation des indices de diversité avec différentes valeurs de « q ». Pour les mesurer on transforme l'équation 1 de la façon suivante :

$$qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)} \quad (\text{Equation 2})$$

4.3.2.2.2 True diversity (q = 0)

La True diversity (ou diversité vraie), telle qu'elle a été définie par Jost (2006), se réfère au nombre de taxons nécessaires pour que l'abondance moyenne des taxons corresponde aux proportions observées dans l'échantillon où tous les taxons ont une abondance variable entre eux. Cela veut dire le nombre total d'espèces (S). Pour calculer cette équation, on prend en compte l'équation précédente (équation 2) et on la transforme de la manière suivante :

$$H_{SR} = \sum_{i=1}^S p_i^0 = S \quad (\text{Equation 3})$$

Cette mesure de la « true diversité » a fait récemment l'objet de nombreux commentaires, portant à la fois sur ce concept et la mesure de la diversité des espèces (voir par exemple Moreno & Rodriguez 2010 ; Tuomisto 2010a, 2010b).

Un des avantages d'exprimer la diversité d'une communauté par le nombre réel de taxons (true diversity) est que cette mesure permet de comparer l'amplitude de la différence dans la diversité entre deux ou plusieurs communautés. La plupart des études qui utilisent l'indice de Shannon comme une mesure de la diversité, comparent souvent la diversité des communautés par le biais de tests du « t » modifié par Hutcheson, pour comparer deux indices de Shannon (Zar 1999) ou les intervalles de confiance à 95% par le biais de techniques telles que celle du Bootstrap. Ce type de tests statistiques peut être utile pour déterminer s'il existe des différences significatives entre les valeurs de l'indice de Shannon. Mais du point de vue biologique, au-delà de différences statistiquement significatives, il est plus intéressant de connaître l'ampleur de la différence dans la diversité de deux ou plusieurs communautés. Il n'est pas facile d'évaluer l'indice d'entropie de Shannon parce que son comportement est non linéaire (voir Jost (2006) pour une explication plus poussée et l'utilisation de tels tests mathématiques).

La true diversity est largement utilisée actuellement. Son calcul est déjà intégré dans les versions récentes de certains des programmes de logiciels couramment utilisés pour évaluer la diversité, comme EstimateS 8.2.0 (Colwell 2009), Partitions 3,0 (Veech & Crist 2009) et SPADE (Chao & Shen 2010), ainsi que dans les packages du programme R, comme « vegetarian ».

4.3.2.2.3 Entropie de Shannon ou exponentiel Shannon- Wiener (q = 1)

L'indice de Shannon - Wiener H_{Sh} (équation 4) est le plus couramment utilisé pour exprimer la diversité. Il s'agit de calculer l'entropie qui donne l'incertitude dans le résultat d'un processus d'échantillonnage. Selon Jost et González-Oreja (2012), les entropies sont des indices raisonnables de la complexité biologique, mais on ne peut pas réduire la diversité à l'entropie. Cela ne veut pas dire que l'entropie de Shannon est un mauvais indice de la diversité; au contraire, c'est le plus sûr et utile

de tous les indices de diversité, mais sa valeur donne une valeur de l'incertitude et non pas de la diversité.

L'indice de Shannon - Wiener H_{Sh} mesure le degré moyen d'incertitude dans la prédiction qu'à un individu choisi au hasard dans une collection d'appartenir à une espèce donnée (Magurran 1988 ; Peet 1974 ; Baev & Penev 1995), en supposant que les individus sont réellement choisis au hasard et que toutes les espèces sont représentées dans l'échantillon. Les valeurs que peut prendre H_{Sh} sont comprises entre zéro (quand il n'y a qu'une espèce) et le logarithme de S, lorsque toutes les espèces sont représentées par le même nombre d'individus (Magurran 1988).

$$H_{Sh} = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i \quad (\text{Equation 4})$$

Si on réalise la transformation de cet indice pour passer à une diversité vraie, on obtient l'équation suivante :

$$^1D = \exp \left(- \sum_{i=1}^S p_i \log p_i \right) \quad (\text{Equation 5})$$

4.3.2.2.4 Indice de Gini- Simpson (q = 2)

C'est la probabilité que deux individus pris au hasard dans un échantillon appartiennent à la même espèce. La valeur de cet indice est fortement influencée par l'importance des espèces les plus dominantes (Magurran 1988 ; Peet 1974). Comme sa valeur est l'inverse de l'équitabilité, la diversité peut être calculée comme suit :

$$H_{GS} = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (\text{Equation 6})$$

L'indice de Gini- Simpson peut s'exprimer comme la transformation de la diversité vraie (true diversity) d'ordre 2, comme le montre l'équation suivante :

$$^2D = 1 / \left(1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \right) \quad (\text{Equation 7})$$

Pour les analyses de diversité d'ordre 0, 1 et 2, nous avons utilisé le package « vegetarian » de R pour faire les calculs. Dans le cas de la diversité beta, quand les communautés sont identiques la valeur obtenue est égale à 1 ; à l'inverse quand N communautés ne partagent aucune espèce entre elles, la valeur de la diversité beta est égale au nombre correspondant des communautés comparées, soit N.

4.3.3 Courbes rang- abondance

Les premières méthodes proposées pour évaluer la diversité d'un territoire se sont basées sur la structure de la communauté. Il s'agit de modèles qui reposent sur l'abondance relative de chaque espèce au sein d'une communauté (Magurran 1988 ; Colwell & Coddington 1994). Certains auteurs comme May (1975), Southwood (1978) ou Magurran (2004) soutiennent que ces modèles sont les seuls qui soient robustes pour l'étude de la diversité des espèces car ils utilisent toutes les informations recueillies sur la communauté et sont la description mathématique la plus complète des données. La diversité basée sur les données d'abondance des taxons peut s'examiner en fonction de quatre modèles principaux :

- Série logarithmique (Fisher *et al.* 1943 ; Williams 1964)
- Série géométrique (Motomura 1932)
- Distribution normale logarithmique (Preston 1948)
- Modèle du bâton brisé (MacArthur 1957)

Une courbe rang-abondance ou courbe de Whittaker est un graphique qui est utilisé pour traduire l'abondance relative des espèces, qui est l'une des composantes de la biodiversité. On peut l'utiliser pour visualiser la richesse en espèces et l'uniformité des espèces (« evenness »). Il surmonte les lacunes des indices de biodiversité classiques qui ne peuvent pas afficher le rôle relatif que les différentes variables ont joué dans leur calcul. On obtient une courbe où l'abondance relative des taxons est portée selon l'axe Y et le rang de l'abondance selon l'axe X.

5. Analyse des résultats et discussion sur l'emploi des analyses de diversité

It's The Little Things That Makes Living Worthwhile. Unknown

Notre analyse portera sur les captures que nous avons effectuées au cours de nos trois années consécutives de travail sur le terrain (33 espèces au total pour l'ensemble des quatre montagnes échantillonnées), auxquelles nous avons ajouté sept espèces complémentaires échantillonnées en périphérie (volcans El Pinal et Derrumbadas et stations situées à une altitude plus basses sur le Cofre de Perote). Ces données complémentaires proviennent des recherches effectuées par J. Luis Huerta (2015) et V. Moctezuma (2014) dans le cadre de leurs masters respectifs (Tableau 2).

Sur cet ensemble de données nous avons réalisé des analyses de diversité selon les critères exposés précédemment.

Tableau 2. Espèces de Scarabéides coprophages échantillonnées dans les quatre massifs volcaniques principaux et dans les massifs volcaniques à proximité.

	Malinche	Pico de Orizaba	Sierra Negra	Cofre de Perote *	El Pinal (†)	Derrumbadas (†)
APHODIINAE : Aphodiini						
<i>Agrilinellus azteca</i> (Harold 1863)	X	X	X	X	X	
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt 1911)	X	X	X	X		
<i>Ataenius cartago</i> Stebnicka, 2007				*		
<i>Blackburneus charmionus</i> (Bates 1887)		X				
<i>Blackburneus guatemalensis</i> (Bates 1887)	X	X				
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson 1940)		X				
<i>Cephalocyclus hogeï</i> (Bates 1887)		X	X	X		
<i>Cephalocyclus fuliginosus</i> (Harold 1863)					X	
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar 1941)			X			
<i>Neotrichonotulus inurbanus</i> (Gordon & Howden 1973)				X		
<i>Neotrichonotulus perotensis</i> (Deloya & Lobo 1996)			X	X*		
<i>Gonaphodiellus bimaculosus</i> (Schmidt 1909)		X				
<i>Gonaphodiellus ophisthius</i> (Bates 1887)	X	X		X	X	
<i>Gonaphodiopsis deloyai</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2012				*		
<i>Gonaphodioides sp. nov.</i>				*		

<i>Trichonotuloides alfonsinae</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2014		X	X			
<i>Trichonotuloides hansferyi</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2014				X		
<i>Trichonotuloides glyptus</i> (Bates 1887)				X		
<i>Oxyomus setosopunctatus</i> Schmidt 1911		X			X	
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say 1825)		X		X		
<i>Geomyphilus barrerae</i> (Islas 1955)		X	X	X		
<i>Geomyphilus pierai</i> (Lobo & Deloya 1995)	X		X	X *		
<i>Oscarinus indutis</i> (Harold 1874)		X		X		
GEOTRUPINAE						
<i>Ceratotrupes bolivari</i> Halffter & Martinez 1962	X	X	X	X		
<i>Halffterius rufoclavatus</i> (Jekel 1866)		X		X		
<i>Onthotrupes herbeus</i> (Jekel 1865)	X	X	X	X	X	
<i>Onthotrupes nebulare</i> (Howden 1964)	X	X		X		
<i>Onthotrupes sallei</i> (Jekel 1866)				X		
SCARABAEINAE						
<i>Copris armatus</i> Harold 1869	X		X			
<i>Onthophagus hippopotamus</i> Harold 1869	X	X	X	X *		

<i>Onthophagus mexicanus</i> Bates 1887	X				X	
<i>Onthophagus halffteri</i> Zunino 1981				*		
<i>Onthophagus aureofuscus</i> Bates 1887		X		X		X
<i>Onthophagus bolivari</i> Moctezuma, Rossini & Zunino 2015 (submitted)	X				X	
<i>Onthophagus chevrolati chevrolati</i> Harold 1869	X	X	X	X	X	
<i>Onthophagus lecontei</i> Harold 1871	X			X	X	
<i>Onthophagus</i> sp.nov. 1.					X	
<i>Onthophagus</i> sp.nov. 2					X	
<i>Onthophagus incensus</i> Say 1835					X	
<i>Onthophagus durangoensis</i> Balthasar 1939				*		
<i>Phanaeus amethystinus amethystinus</i> Harold 1863		X				
<i>Phanaeus quadridens quadridens</i> Say 1835	X					

X : Correspond à des espèces que nous avons échantillonnées.

(*) : Correspond aux données obtenues à partir du travail de master de J.L. Huerta (2015) dans les nids de rongeur dans les localités suivantes : Rancho Viejo, Mazatepec, Las Vigas, Teocelo, Acajete, Tonayan, Xico Viejo, Coatepec, Naolinco, Cosautlan et Otilpan.

X * : correspond à une espèce trouvée à la fois par nous-même et par J.L. Huerta

(+) Données obtenues à partir du travail de master de V. Moctezuma (2014).

Les deux sp. nov. d'*Onthophagus* et de *Gonaphodioides* sont en train d'être décrites par Moctezuma et Huerta.

5.1. Courbes d'accumulation

Une courbe d'accumulation du paysage global a été réalisée selon les critères énoncés dans la partie du Méthodologie (Fig. 14). Quand on parle ici de paysage global, cela englobe le paysage formé par l'ensemble des quatre montagnes échantillonnées (Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Sierra Negra et Malinche). Pour ces analyses, nous n'avons pas utilisé les données de la partie basse du Cofre de Perote (Huerta 2015) ni celles des volcans voisins Pinal et Derrumbadas (Moctezuma 2014) car nous ne disposons pour ces sites que de données de présence et pas du détail des échantillons collectés.

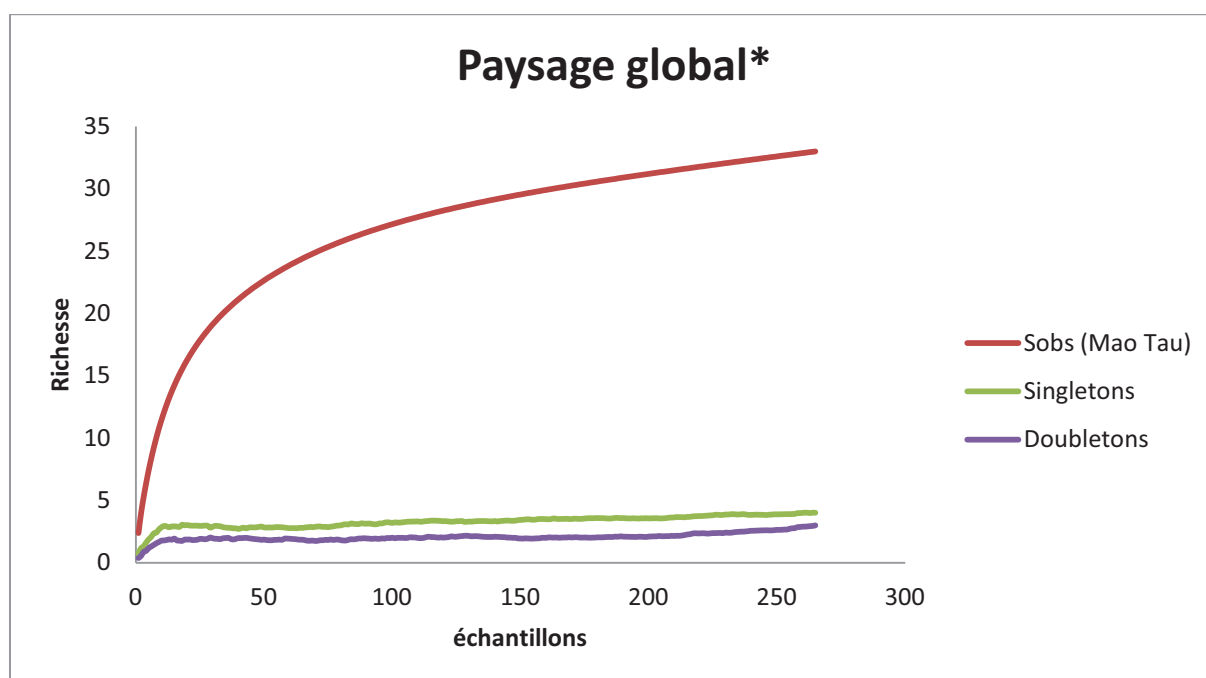


Figure 14. Courbes d'accumulation au niveau du paysage global (4 montagnes prises ensemble : Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Sierra Negra et Malinche).

L'analyse de la figure 14 montre que dans cette partie Est du SVT, la richesse observée (Mao Tau) après la collecte de plus de 250 échantillons plafonne à 33 espèces. Il faut noter qu'il a fallu augmenter la pression de collecte de presque 90 échantillons supplémentaires pour augmenter de seulement 3 espèces la liste des espèces présentes. Cela signifie que notre échantillon de données est relativement bien représentatif de la faune de Scarabaeoidea de montagne, et qu'un échantillonnage encore plus intense aurait été nécessaire pour n'augmenter de quelques unités la liste des espèces. En observant les singletons et doubletons, on se rend compte aussi que même en augmentant la pression d'échantillonnage, on aura toujours des espèces rares. Dans notre cas, les espèces « rares » sont des espèces ayant des affinités avec le Haut Plateau ou des espèces néotropicales qui sont ici en limite de distribution altitudinale mais qui arrivent encore un peu à monter, mais avec des effectifs très faibles. Par ailleurs nous avons trouvé des espèces ordinairement difficiles à capturer car leur période d'émergence est très brève, à peine quelques semaines (cas des *Cephalocyclus*) : ainsi selon le moment où s'effectue le piégeage on peut dès lors capturer très peu d'individus ou au contraire beaucoup plus, à quelques jours près.

Nous avons construit également une courbe d'accumulation pour chacune des montagnes échantillonnées de manière à comparer la richesse observée (Fig. 15).

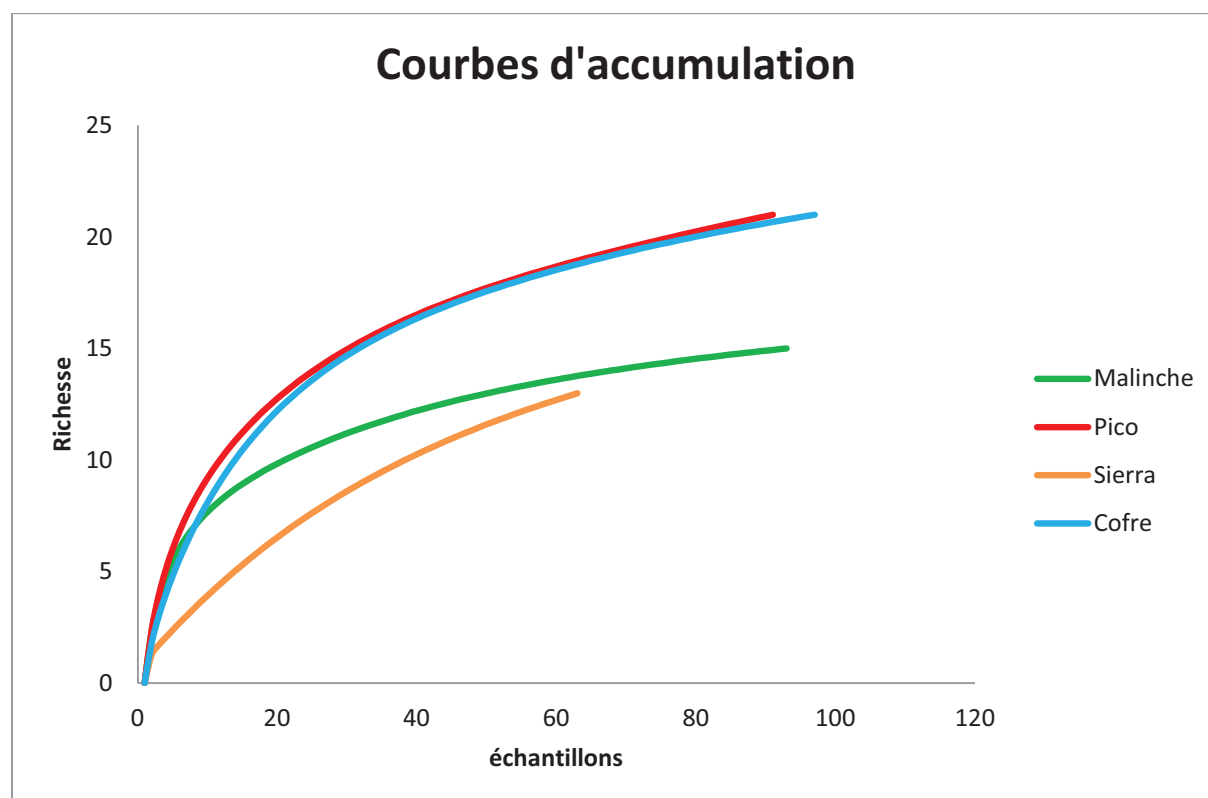


Figure 15. Courbe d'accumulation de chacune des quatre montagnes étudiées.

L'analyse de la figure 15 montre les différences de structure des peuplements entre les différents massifs montagneux. On constate très clairement que la Sierra Negra et la Malinche sont très comparables entre eux et diffèrent largement des deux autres massifs (Pico de Orizaba et Cofre de Perote) au niveau de l'inventaire faunistique.

Il faut rappeler que l'effort d'échantillonnage a été le même pour tous, mais que le niveau de richesse est bien différent, quoiqu'il y une similitude entre la richesse observée au Cofre de Perote et celle du Pico de Orizaba.

Il est remarquable que le Pico de Orizaba, pour lequel l'échantillonnage a été le plus difficile à réaliser (tant sur le plan physique que météorologique), a permis la capture de nombreuses espèces (dont des espèces nouvelles pour la science), certaines avec une très grande abondance. Cela indique qu'il s'agit d'un massif exceptionnel pour les coléoptères coprophages.

Lors de l'échantillonnage sur la Sierra Negra, de nombreux pièges étaient au contraire complètement vides, ou avaient attiré très peu d'individus, ce qui peut s'observer sur la courbe qui est en train de monter. On peut penser qu'on aurait pu capturer plus d'espèces, mais que celles-ci doivent être rares car on a dû presque dupliquer l'effort d'échantillonnage pour arriver au même niveau de richesse que pour les autres montagnes. Même si la Sierra Negra et le Pico de Orizaba sont des volcans mitoyens, faisant d'ailleurs partie du même Parc naturel, on constate que la richesse observée pour les deux volcans est bien différente. Nous discuterons des facteurs écologiques qui peuvent avoir généré de telles différences dans la partie 8 de cette thèse.

5.2 Diversité alpha ; beta et gamma ($q = 0, 1$ et 2)

Comme cela a été expliqué dans la partie 4.3.2.2, nous avons réalisé différentes analyses en utilisant le logiciel R pour déterminer les valeurs des diversités alpha, beta et gamma, avec les trois niveaux ($q = 0, 1$ et 2) pour chaque montagne.

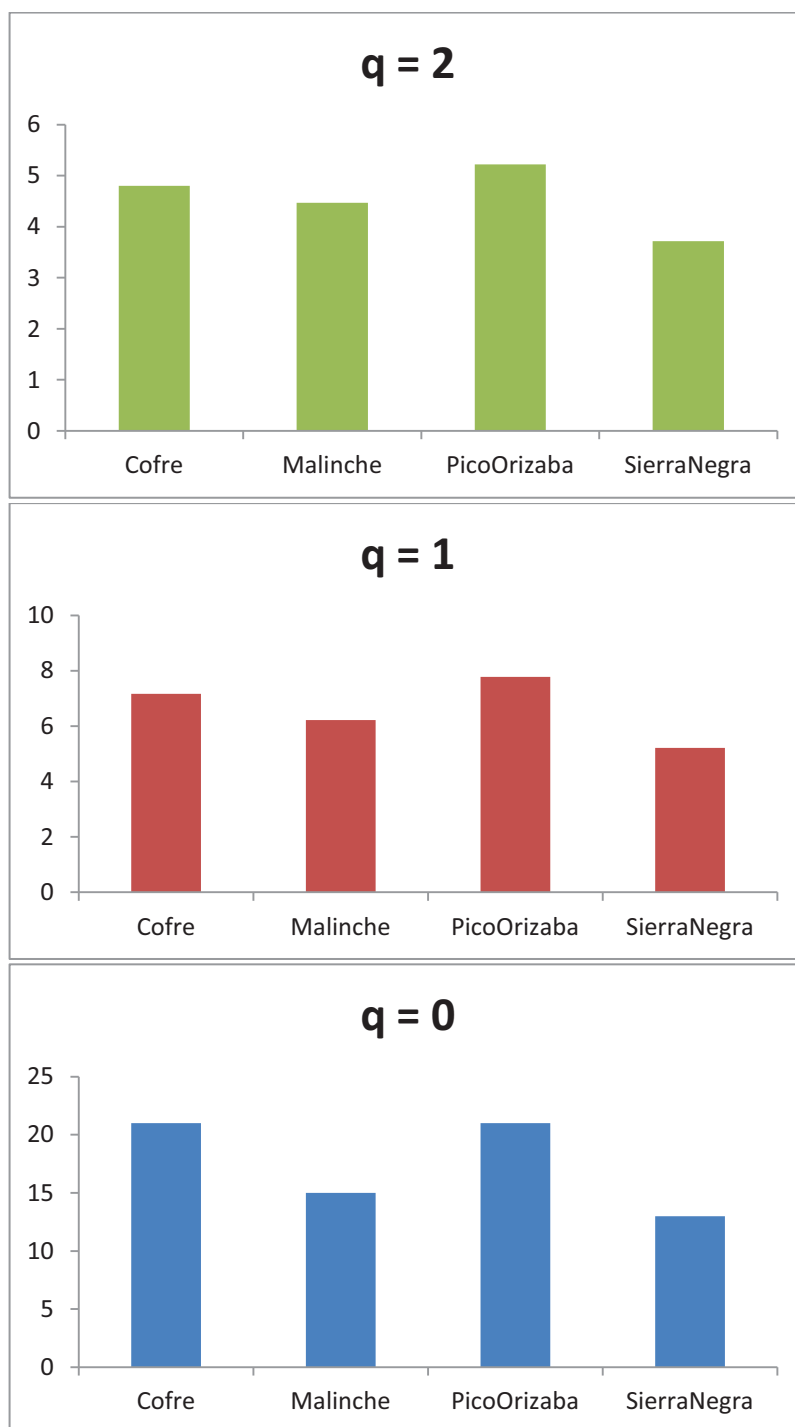


Figure 16. Graphiques donnant les valeurs de la diversité alpha pour les trois niveaux de q pour les quatre montagnes échantillonnées.

5.2.1. Diversité alpha par montagne

Le Pico de Orizaba est la montagne où la diversité est la plus élevée si l'on considère les niveaux 1 et 2 (calculés avec les indices de Shannon et Simpson). Par contre le niveau 0 (True diversity) présente la même valeur que pour le Cofre de Perote, avec un total de 21 espèces pour chacun (Fig. 16). Les indices de Shannon et de Simpson sont influencés soit par la valeur de l'équitabilité pour le premier indice, soit par la dominance de certaines espèces dans le cas du second. Dans le cas de l'indice de Simpson ($q = 2$), celui-ci est influencé par l'importance des espèces les plus dominantes en effectifs. Ainsi dans le cas du Pico de Orizaba, les effectifs d'*Onthotrupes herbeus* et d'*O. nebularium*, beaucoup plus abondants que les autres espèces, permettent d'obtenir une valeur supérieur pour cette montagne.

La Sierra Negra reste toujours la montagne dont la valeur alpha est la plus basse. Mais comme c'est à chaque fois le cas avec l'indice du Simpson, sa valeur se trouve augmentée parce que, parmi toutes les espèces capturées, *Onthophagus chevrolati* et *Agrilinellus ornatus* sont les espèces qu'on retrouve avec une claire dominance.

Tableau 3. Valeurs de la diversité beta et gamma des trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) calculées par paires entre les quatre montagnes étudiées et pour l'ensemble du paysage (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra).

	beta		
	q = 0	q = 1	q = 2
Cofre-Malinche	1.44	1.42	1.18
Cofre-Pico	1.33	1.30	1.16
Cofre-Sierra	1.41	1.20	1.09
Malinche-Pico	1.5	1.39	1.21
Malinche-Sierra	1.42	1.34	1.15
Pico-Sierra	1.47	1.30	1.16

	q = 0	q = 1	q = 2
Diversité gamma	33	10.81	5.63

La diversité beta quantifie le nombre de sous-unités (dans notre cas, les montagnes) dont on aurait besoin si la diversité totale des espèces pour l'ensemble des données et la diversité spécifique moyenne par sous-unité était restée la même, mais si dans chaque sous-unité il n'y avait pas d'espèces partagées.

La diversité beta la plus faible est celle que l'on a obtenue entre le Cofre de Perote et le Pico de Orizaba (Tableau 3), pour l'ordre $q = 0$, ce qui signifie que ces deux montagnes partagent en commun un grand nombre d'espèces.

Les valeurs les plus élevées, pour les trois valeurs de q , sont toujours celles obtenues entre Cofre de Perote et Malinche d'une part et entre Pico de Orizaba et Malinche d'autre part. La raison principale est due au fait qu'à la Malinche on a capturé certaines espèces absentes dans les autres massifs, comme par exemple *Onthophagus mexicanus* et *Phanaeus quadridens*, qui proviennent du Haut Plateau (Altiplano Mexicano), et *O. bolivari* (qui vient d'être décrite).

On trouve également des valeurs élevées de β quand on compare les différentes montagnes avec la Sierra Negra. Dans ce cas il y a une seule espèce sur ce volcan qu'on ne trouve pas ailleurs (*L. pseudolividus*), mais la différence fondamentale vient du fait qu'il y a peu d'espèces et que toutes présentent des abondances peu élevées.

En conclusion, on peut dire qu'aucune montagne ne rassemble seule la totalité des espèces, et que c'est la prise en compte du paysage complet (c'est-à-dire les 4 volcans pris dans leur ensemble) qui permet d'arriver à une diversité gamma de 33 espèces.

5.2.2. Diversité par montagne et influence de l'altitude

Les données ont par ailleurs été séparées pour chaque montagne en fonction du niveau altitudinal (supérieur et inférieur) (Fig. 17). On a réalisé alors les mêmes types d'analyses par montagne pour vérifier si on pouvait mettre en évidence des différences de richesse entre les parties hautes et les parties plus basses.

Lorsqu'on effectue un tri des données par niveau d'altitude, on note que pour l'ordre 0 (true diversity) la Malinche et le Pico de Orizaba présentent une richesse plus grande dans la partie inférieure de la montagne. Au Cofre de Perote, au contraire, c'est la présence d'*Onthotrupes nebularum* et d'*O. sallei*, mais surtout aussi la présence de plus d'espèces d'Aphodiinae qui fait que la richesse du niveau supérieur est la plus grande. A la Sierra Negra, sauf pour le cas d'*Onthophagus chevrolati* qui est plus ou moins abondant partout, le reste des espèces qu'on trouve dans la partie basse est très faible, avec en plus des abondances très faibles.

Pour le reste des montagnes on pouvait s'attendre à un patron de distribution altitudinale de la biodiversité de ce type, avec une majorité d'espèces d'origine néarctique qu'on trouve plutôt aux niveaux altitudinaux les plus hauts, auxquelles se rajoutent des espèces provenant des plaines tropicales et d'autres du Haut Plateau (Altiplano Mexicano).

Par contre, pour la diversité d'ordre $q = 1$, le patron est le même pour toutes les montagnes, sauf pour la Malinche, où la diversité est presque semblable dans la partie basse et la partie haute du volcan. Comme ce qui compte pour la diversité d'ordre 1 c'est plutôt l'équitabilité, cela explique que, même si on a plus d'espèces dans la partie inférieure, avec des abondances beaucoup plus grandes, l'équitabilité des espèces qu'on trouve dans la partie supérieure est la même que celle qu'on trouve dans la partie inférieure. Cela montre bien que les indices peuvent cacher la richesse et les abondances, laissant à penser à tort que l'altitude ici ne serait pas un paramètre important à considérer et que dans cette montagne plus on monterait en altitude, plus faible seraient la richesse et l'abondance.

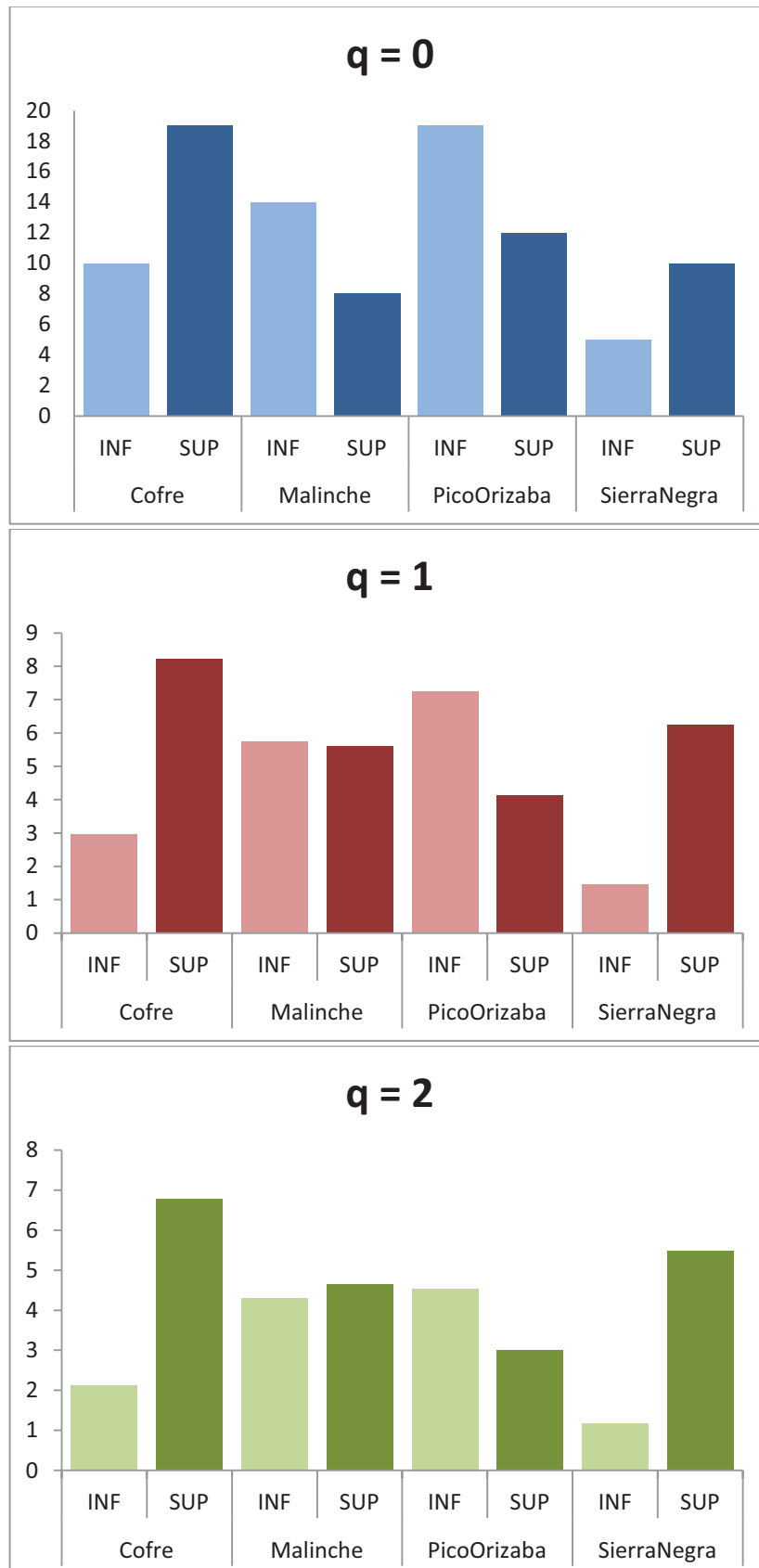


Figure 17. Graphiques donnant les valeurs alpha avec les trois ordres ($q = 1, 2$ ou 3) pour des données par montagne séparées par niveau d'altitude.

Le calcul de la diversité d'ordre 2 donne des résultats un peu différents, même si globalement le patron obtenu se rapproche de celui observé avec $q = 0$. Ici les différences entre les niveaux altitudinaux (altitudes haute et basse) pour la Malinche et le Pico de Orizaba ne sont pas significatives. Une fois encore, cet indice reflète essentiellement la dominance d'une espèce sur les autres. Pour les deux paliers d'altitude le niveau de dominance d'une espèce est similaire, à la différence près que ce n'est pas la même espèce qui domine dans les deux cas (pour plus de détails sur les espèces dominantes, se reporter à la partie 5.1.3).

Tableau 4. Valeurs de beta pour les trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) entre les cotes altitudinales des quatre montagnes étudiées (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra)

beta	$q = 0$	$q = 1$	$q = 2$
Cofre – [Inf, Sup]	1.44	1.36	1.33
Malinche - [Inf, Sup]	1.36	1.26	1.15
Pico Orizaba – [Inf, Sup]	1.35	1.37	1.40
Sierra Negra – [Inf, Sup]	1.73	1.50	1.51

Quand on compare les valeurs de beta, on constate qu'en général les valeurs sont plus élevées entre la partie supérieure et inférieure d'une même montagne (Tableau 4) qu'entre deux montagnes prises dans leur ensemble (Tableau 3). Cela signifie qu'il existe une grande complémentarité pour une même montagne entre sa partie haute et sa partie basse, d'où la très grande importance d'échantillonner par niveau altitudinal pour avoir un inventaire le plus complet possible. Les espèces à affinités néarctiques se trouvent en effet toujours dans les parties les plus hautes et ne peuvent être détectées que par un échantillonnage effectué à très haute altitude.

5.2.3. Diversité par montagne et influence du versant (au vent et sous le vent)

Pour chaque montagne nous avons analysé l'influence du versant sur la diversité (versant au vent, du côté est, ou sous le vent du côté ouest). Comme précédemment, nous avons calculé les valeurs de la diversité alpha pour les trois ordres de diversité ($q = 1, 2$ et 3) pour chacune des quatre montagnes en séparant les versants (Fig. 18).

Quand on analyse les valeurs de la diversité alfa séparées par versant (pour les trois ordres $q = 1, 2$ ou 3), on peut vérifier la validité de notre hypothèse initiale selon laquelle il y a plus d'espèces du côté le plus humide. Le patron reste le même pour les quatre montagnes échantillonnées et pour les trois façons de mesurer la diversité (valeurs de q). La différence est nette, que ce soit pour la richesse, l'abondance et l'équitabilité entre un versant et l'autre d'une même montagne. Cet effet de versant est dû à une combinaison de facteurs, en particulier des différences d'humidité, de pluviosité, de température et de végétation, laquelle intègre d'ailleurs ces facteurs. Mais dans ces montagnes la différence de versant implique aussi une différence dans le niveau d'anthropisation, qui affecte la présence des espèces coprophages. Dans la partie 8 de cette thèse

nous discuterons plus en détail de l'influence des facteurs écologiques qui affectent la distribution des coléoptères coprophages.

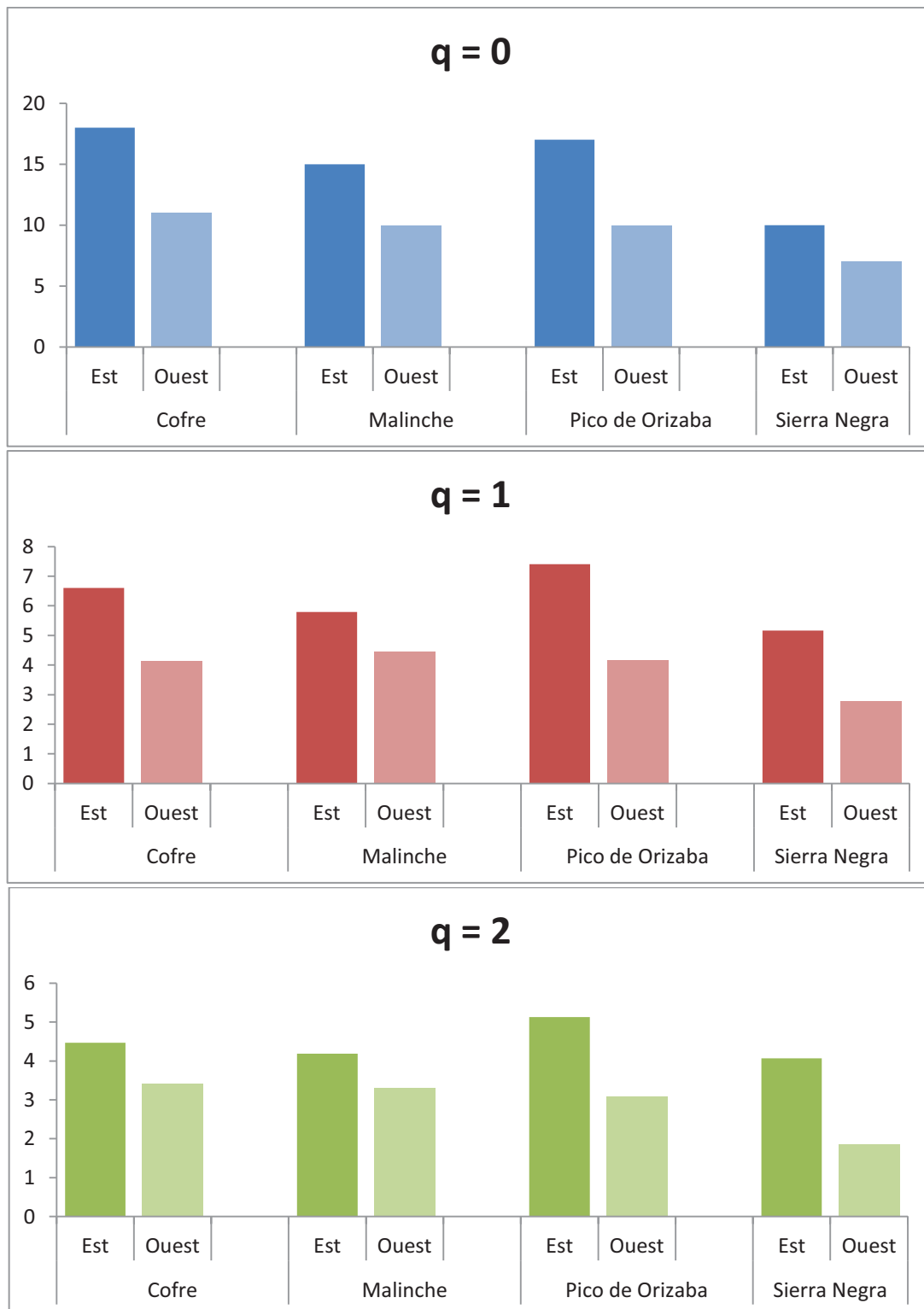


Figure 18. Variations selon le versant de la diversité alpha pour les trois valeurs de q pour les quatre montagnes échantillonnées.

Tableau 5. Valeurs de beta des trois ordres ($q = 0, 1$ et 2) entre les versants des quatre montagnes étudiées (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra)

Valeurs de beta selon les versants	$q = 0$	$q = 1$	$q = 2$
Cofre – [E, W]	1.44	1.30	1.20
Malinche - [E, W]	1.2	1.23	1.22
Pico Orizaba - [E, W]	1.55	1.37	1.33
Sierra Negra - [E, W]	1.52	1.22	1.12

La diversité beta observée pour les versants montre des valeurs du même ordre que celles de beta obtenues pour les montagnes comparées deux à deux (Tableau 5). Pour la Malinche, on aurait pu s'attendre à moins de différences entre les deux versants (sec vs. humide) car ce volcan n'est pas très élevé (4460 mètres) et il se trouve isolé au milieu du Haut Plateau, avec des différences environnementales peu évidentes lorsqu'on compare les paysages des deux versants, contrairement à ce que l'on peut observer par exemple entre le versant sec et le versant humide du Pico de Orizaba.

La diversité des différents ordres ($q = 0, q = 1, q = 2$) dépend de certaines composantes de la communauté. Par exemple, s'il y a quelques espèces très abondantes dans la communauté, la mesure 2D est basée uniquement sur ces espèces et ne prendra pas en compte les espèces rares. Par contre, la mesure 1D prendra en compte à la fois aux espèces communes et dominantes et également les rares, et sa valeur sera toujours supérieure ou au moins égale à 2D. Ces différences selon les différents ordres de diversité permettent d'utiliser plusieurs mesures pour explorer l'influence des processus écologiques et évolutifs liés à l'abondance d'espèces qui coexistent. C'est cette raison qui nous a conduits à utiliser les trois ordres de diversité, afin de déterminer quel était l'ordre qui expliquait le mieux la diversité trouvée dans chaque montagne.

5. 3. Courbes de rang-abondance

Une autre façon d'analyser la diversité est de construire des courbes rang-abondance, ce qui permet de comparer graphiquement la richesse en espèces, leur abondance relatives, l'équitabilité et leur place dans chaque communauté. De telles courbes ont été tracées pour chacune des quatre montagnes échantillonnées (Fig. 19).

On constate qu'il y a toujours une espèce plus dominante que les autres et que dans les communautés il y a toujours également un groupe d'espèces rares (Fig. 19). Dans le cas du Pico de Orizaba et de la Sierra Negra, c'est *O. chevrolati* qui représente l'espèce la plus abondante. *O. chevrolati* est également abondante dans les deux autres montagnes, mais avec une abondance relative moindre en comparaison avec d'autres espèces (Fig. 20).

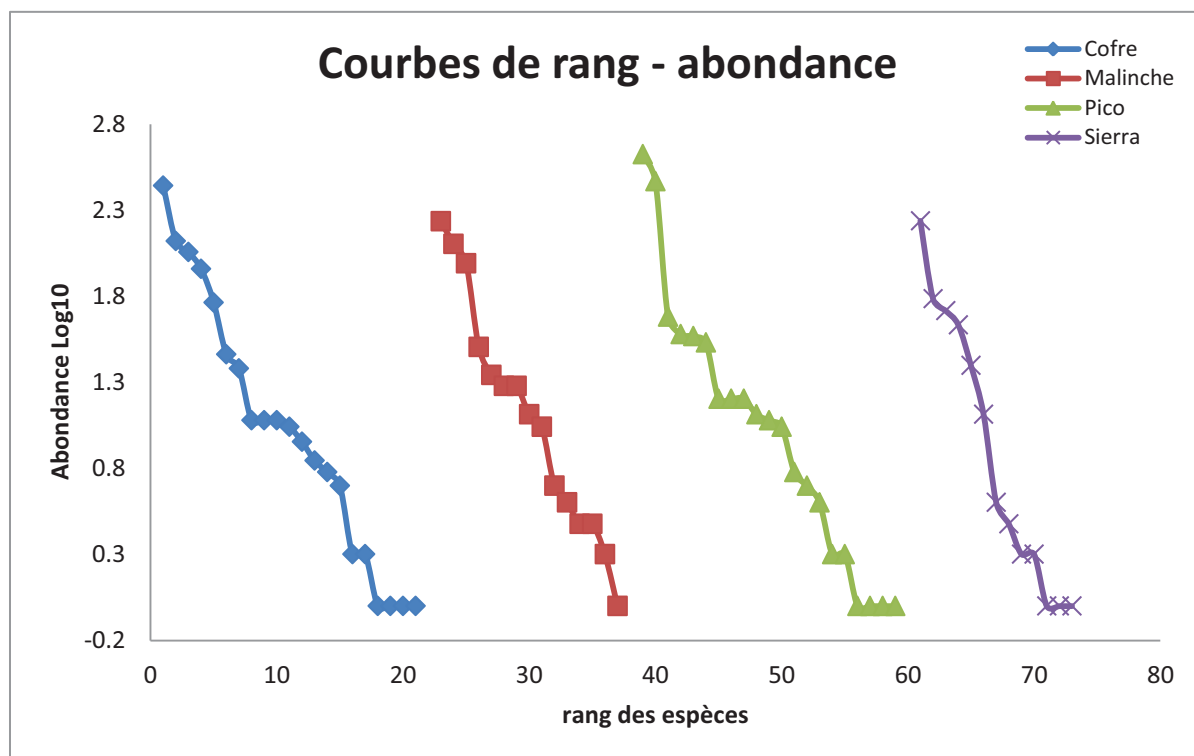


Figure 19. Courbes de rang abondance pour les quatre montagnes étudiées.

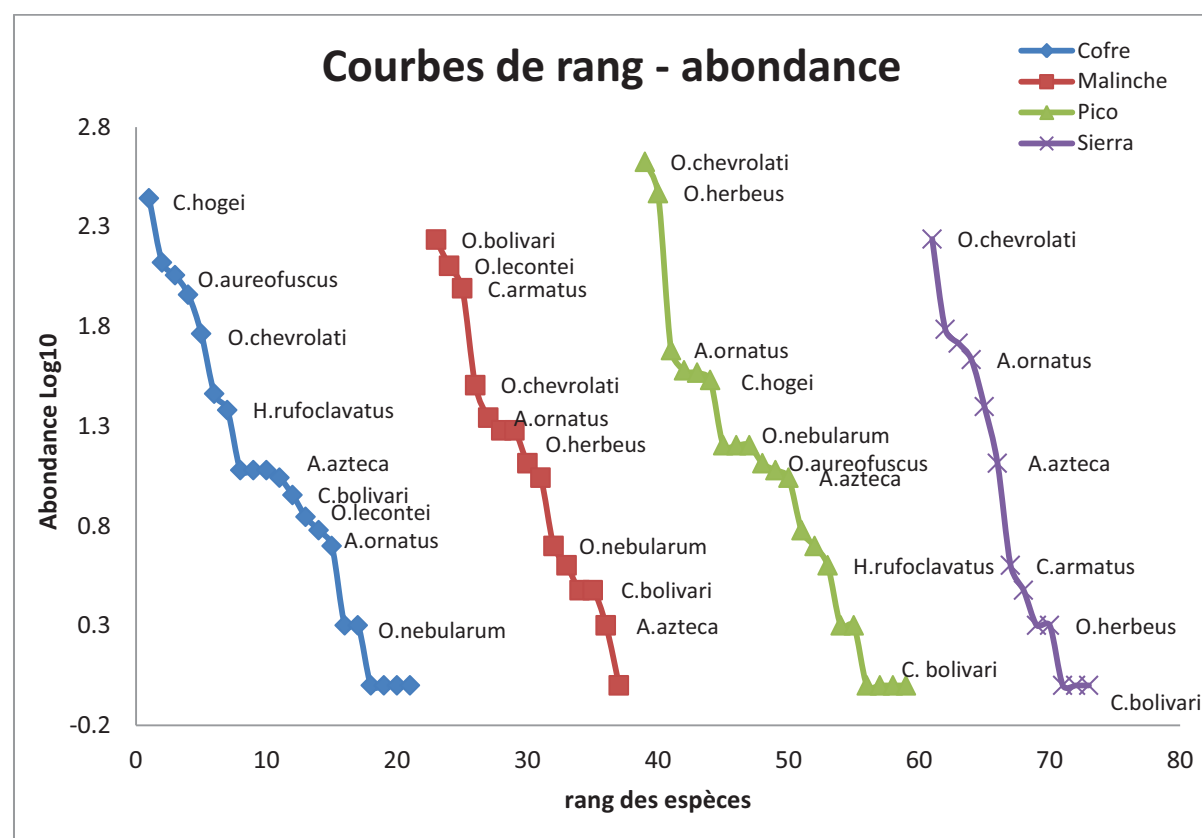


Figure 20. Courbe de rang abondance pour les quatre montagnes étudiées, avec les noms des espèces les plus représentatives.

A la Malinche, *Onthophagus bolivari* est l'espèce la plus abondante, alors qu'elle est absente dans les autres montagnes. On la trouve aussi dans le massif d'El Pinal qui est très proche de la Malinche. Sa grande abondance que nous avons mise en évidence témoigne que ce massif avait été très mal prospecté auparavant : elle n'avait jamais été détectée jusque là alors que ce n'est pas une espèce rare. Cette espèce, nouvelle pour la science, est en cours de description (Arriaga *et al.*, soumis en révision).

Au Cofre de Perote, *Cephalocyclus hogei* est l'espèce la plus abondante, tandis que son abondance est moyenne au Pico de Orizaba. Pour cette espèce en particulier, comme nous l'avons déjà mentionné pour les *Cephalocyclus* en général, on constate des pics d'abondance très brefs : l'espèce émerge massivement pendant un laps de temps très court, mais avec une abondance très grande. Dans notre cas il est vraisemblable que les prélèvements ont coïncidé avec un tel pic, ce qui explique la place de cette espèce en tête de la courbe de rang-abondance au Cofre de Perote. En effet l'espèce qui est au rang immédiatement suivant est un *Onthophagus* (*O. aureofuscus*), comme cela semble la règle dans les autres montagnes (Fig. 20).

Bibliographie (capitres 4 et 5)

- Arrhenius O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95- 99.
- Arriaga A., Halffter G., Moreno C. (2012) Biogeographical affinities and species richness of copro-necrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2): 519-529.
- Baev P.V., Penev L.D. (1995) BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis . Versión 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow, 57 pp.
- Chase J. D., Howard W.E., Rosperry J.J. (1982) Pocket gophers (Geomyidae). Pp. 239-255 In: J.A. Chapman & G.A. Feldhamer (eds) *Wild mammals of North America*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Chao A., Shen T-J. (2010) Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>
- Colwell R.K. (2000) EstimateS: Statistical Estimation of (Software and User's Guide), Versión 8.2.0 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> , Species Richness and Shared Species from Samples.
- Colwell R. K. (2009) EstimateS: Statistical Estimation of (Software and User's Guide), Versión 8.2.0 Last revision. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> , Species Richness and Shared Species from Samples.
- Colwell R.K., Coddington J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 345: 101-118.
- Cornell H.V., Lawton J.H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1- 12.
- Escobar F. (2005) Diversidad, distribución y uso de hábitat de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en montañas de la Región Neotropical. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A.C, Xalapa.
- Fagan W. F., Kareiva P.M. (1997) Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biological Conservation*, 80: 249-259.
- Favila M.E. (2005) Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México, en G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, pp. 209-219.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12: 42 - 58.
- Galante E., Mena J., Lumbreras C.J. (1993) Study of the spatio-temporal distribution in a coprophagous community in a mediterranean holm-oak ecosystem. *Elytron* 7: 87-97
- Gotelli N.J., Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Gray J.S. (2002) Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 244: 285-297.
- Halffter G., Ezcurra E. (1992) ¿Qué es la biodiversidad? Pp. 3-24. In: G. Halffter (Coord.) *La diversidad biológica de Iberoamérica I*,. Acta Zoológica Volumen Especial. CYTED-D, Instituto de Ecología, Secretaría de Desarrollo Social, México.
- Halffter G., Moreno C.E. (2005) Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp. 5-18. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza,

- Halffter G., Soberón J, Koleff P., Melic A. (eds.) (2005) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 242 p.
- Harper J.L., Hawsworth D.L. (1994) Biodiversity: measurement and estimation (preface). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345: 5-12.
- Harte J., Kinzing A.P. (1997) On the implications of species area relationships for endemisms, spatial turnover and food web patterns. *Oikos*, 80: 417- 427.
- Heywood V.H. (1994) The measurement of biodiversity and the politics of implementation. Pp 15- 22. In: P.L. Forey, C.J. Humphries & R.I. Vane-Wright (eds), *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association Special Vol. 50, Clarendon Press, Oxford.
- Hill M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hortal J., Lobo J.M. (2002) Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología* (n.s.), 16: 151-178
- Huerta, J.L. (2015) Análisis ecológico y biogeográfico de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) asociados a madrigueras de tuzas (Rodentia: Geomyidae) en la ladera oriental de la montaña Cofre de Perote. Tesis de maestría, en instance de soutenance,. INECOL, A.C.
- Hurlbert S.H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-585.
- Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–374.
- Jost L., González- Oreja J.A. (2012) Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56 (1-2): 3–1.
- Koleff P. (2002) *Spatial species turnover: Patterns, determinants, and implications*. Tesis de doctorado, University of Sheffield, R.U.
- Koleff P., Soberón J. et al. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. Pp. 323-364. In: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México.
- Krebs C. J. (1989) *Ecological Methodology*. HarperCollins, New York.
- Lobo J.M., Martín-Piera F., Veiga C.M. (1988) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 25(1): 77-100.
- Loreau M. (2000) Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, 3: 73-76.
- MacArthur R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43: 293-295.
- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
- Magurran A.E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, 256 p.
- May R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. Pp. 81-120. In: Cody M. & Diamond J. (eds), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- Moctezuma V. (2014) *Diversidad Biológica y Biogeográfica de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea y Siphidae) de dos montañas de la parte Oriental del Sistema Volcánico Transversal, México*. Tesis de maestría. INECOL, A.C.
- Moreno, C. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T Manuales y Tesis. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). Zaragoza, España. 83 pp.

- Moreno C.E., Halffter G. (2000) Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- Moreno C.E., Rodríguez P. (2010) A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia* 163: 279-282.
- Moreno C.E., Barragán F., Pineda E., Pavón N.P. (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4): 1249-1261.
- Motomura I. (1932) A statistical treatment of associations. *Japanese Journal of Zoology*, 44: 379-383.
- Mourelle C., Ezcurra E. (1997) Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, 8: 547-558.
- Orme C.D.L., Davies R.G., Burgess M., Eigenbrod F., Pickup N. *et al.* (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436: 1016- 1019.
- Patton J. L. (1990) Geomyid evolution: the historical, selective, and random basis for divergence patterns within and among species. Pp. 49-69. In: E. Nevo & O.A. Reig (eds.), *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Wiley-Liss, New York.
- Peet R. K. (1974) The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5: 285-307.
- Pineda E., Halffter G., Moreno C.E., Escobar F. (2005) Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros; cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. Pp. 177-190. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- PNUE (UNEP) (1992) Convention on biological diversity. United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre. Nairobi.
- Preston F.W. (1948). The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254 - 283.
- Rodríguez P. (2006) *Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte*. Tesis de doctorado, UNAM, México.
- Rodríguez P., Soberón J., Arita H.T. (2003) El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89: 241- 259.
- Routledge R.D. (1977) On Whittaker's components of diversity. *Ecology Letters*, 58: 1120- 1127.
- Sanders H.L. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 102: 243-282.
- Schmid A., Wilson M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* 12: 1- 20.
- Soberón J., Llorente J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Soberón J., Llorente J., Luis A.M. (2005) Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. Pp. 231-237. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Solbrig O.T. (1991) *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. IUBS- SCOPE-UNESCO, Cambridge, 124 pp.
- Southwood T.R.E. (1978) *Ecological methods*. Chapman & Hall, London.
- Tipper J.C. (1979) Rarefaction and rarefaction-The use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology*, 5: 423-434.

- Tuomisto H. (2010a) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33: 2-22.
- Tuomisto H. (2010b) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33: 23-45
- Veech J.A., Crist T.O. (2009) PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>
- Veiga C.M., Lobo J.M., Martín-Piera F. (1989) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.) II: Análisis de efectividad. I. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 26(1): 91-109.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. (2001) Scale and richness: Towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453- 470.
- Williams C.B. (1964) *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, London.
- Williams P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breath of biogeogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society London B* 263: 579- 588.
- Zar J.H. (1999) *Biostatistical analysis*. 4th edit., Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 662 p.

6. Analyse de la distribution des espèces présentes dans la zone d'étude

If one could conclude as to the nature of the Creator from a study of his creation it would appear that God has a special fondness for stars and beetles. J.B.S. Haldane

6.1 Les patrons de distribution des Scarabéides présents dans la ZTM

L'une des caractéristiques les plus remarquables de la biodiversité est qu'elle n'est pas répartie uniformément. C'est la raison pour laquelle les modèles spatiaux de la diversité des espèces, ainsi que les processus écologiques associés à ces modèles, ont été étudiés avec différentes échelles et approches. On distingue de la sorte l'écologie des communautés (voir Krebs 1978 ; Begon *et al.* 1990), la biogéographie (voir en particulier Rapoport 1975 ; Pielou 1979 ; Simberloff 1983 ; Murguía 2005a), la macro-écologie (Brown 1995 ; Gaston & Blackburn 2000), avec une possibilité d'intégration de ces approches différentes (Magurran 1988 ; Rosenzweig 1995). Le dénominateur commun à tous ces types d'études est la connaissance des aires de distribution des espèces ainsi que leur arrangement spatial (Koleff & Soberon 2008).

Dans le cas des Scarabaeidae, la répartition des espèces dans la ZTM (*sensu* Halffter 1976) dépend de leur affiliation biogéographique, essentiellement néarctique ou néotropicale. D'une manière générale, dans la ZTM l'entomofaune présente les patrons de distribution suivants : néotropicale, Haut Plateau (Altiplano Mexicano), néarctique, paléo-américaine et méso-américaine de montagne (Halffter 1964, 1976, 1978).

a) Patron de distribution Néotropicale : cela concerne des insectes appartenant à des genres d'Amérique du Sud qui ont pénétré dans la ZTM pendant le Pliocène. Leur délimitation est à la fois biogéographique (le SVT est une barrière) et écologique. Ce sont des genres ou lignées phylétiques adaptés aux conditions tropicales, qui sont actuellement distribués dans les plaines côtières sur les deux côtes littorales du Mexique ainsi que dans les grandes dépressions chaudes du sud du SVT.

b) Patron de distribution du Haut Plateau (Altiplano) : il s'agit de lignées d'espèces anciennes d'origine sud-américaine dont la spéciation et la dispersion se sont centrées sur le Haut Plateau Mexicain.

c) Patron de distribution Néarctique : cela correspond aux espèces néarctiques et holarctiques présentes dans les systèmes orographiques mexicains.

d) Patron de distribution Paléo-américain : l'espace comprenant la ZTM n'a jamais été isolé géographiquement de l'Amérique du Nord. Dans ces conditions, il existe des lignées phylétiques concernées par ce patron, qui présentent une affinité claire avec l'Ancien Monde et qui sont plus anciennes que les lignées de la ZTM limitées aux chaînes montagneuses. Ces lignées anciennes, en

pénétrant dans la ZTM, ont trouvé un cadre paléogéographique et écologique différent des conditions actuelles, de sorte qu'elles n'ont pas eu à faire face aux mêmes obstacles pour leur distribution que les contraintes qui ont existé par la suite lors de la répartition des lignées modernes. Ainsi, ces lignées se sont largement diversifiées dans la ZTM, en intégrant plusieurs sous patrons de distribution. Ceux-ci regroupent des lignées phylogénétiques ou des groupes d'espèces originaires de l'Ancien Monde qui ont pénétré anciennement dans la ZTM. Elles se distinguent par leurs préférences écologiques qui limitent leur distribution soit dans la ZTM, les hauts plateaux, les montagnes ou les plaines tropicales. Les sous patrons mis en évidence sont :

- a. un sous patron de distribution Paléo-américain de Montagne, dominant dans les parties moyennes et supérieures des cordillères, où il chevauche avec le patron néarctique ;
- b. un sous patron de distribution Paléo-américain du Haut Plateau. Il correspond à la même histoire d'isolement et de spéciation *in situ* que le patron du Haut Plateau, mais avec des affinités phylétiques avec l'Ancien Monde ;
- c. un sous patron de distribution Paléo-américain Tropical, avec des affinités bien définies avec la faune de l'Ancien Monde, la distribution de ces éléments dans la ZTM occupant les terres tropicales basses, où il chevauche avec les lignées d'affinités néotropicales qui suivent le modèle typique néotropical.

e) Patron Méso-américain de montagne : il comprend des éléments dont l'affinité est aussi bien d'Amérique du Nord que d'Amérique du Sud. Au milieu du Cénozoïque ces éléments sont arrivés sur les montagnes en provenance du noyau Centro-américain (zone entre le sud de l'isthme de Tehuantepec et le nord de la dépression du Nicaragua) et ils ont évolué *in situ* ; s'y rajoutent certains éléments d'origine sud-américaine qui sont arrivés dans les montagnes mexicaines au nord de l'isthme de Tehuantepec.

6.2 Méthodes d'analyse de la distribution des espèces

La zone d'étude est un échantillon très représentatif de la composition et la distribution des Scarabaeoidea copro-nécrophages des montagnes du Mexique. Cette partie orientale du SVT est en contact, avec parfois une vraie continuité, avec la partie centrale du SVT et grâce à celui-ci avec la partie occidentale du SVT et les contreforts de la Sierra Madre Oriental. Dans la partie Est, le SVT est en contact avec la Sierra Madre Oriental et au Sud avec les sierras de Puebla et Oaxaca (Fig. 21 ; pour plus de détails se reporter au chapitre 3). Cette disposition a favorisé un mode de distribution horizontale, le gradient orographique et écologique dans les montagnes et le Haut Plateau (Altiplano Mexicano) favorisant aussi une distribution verticale (cet aspect est développé en détail dans le chapitre 6.5). Le volcanisme et l'activité orographique qui perdurent jusqu'à maintenant (voir chapitre 3) ont été les facteurs déterminants dans de nombreux cas d'une évolution des espèces par isolement. Cependant pour plusieurs espèces des collectes plus

nombreuses dans les montagnes du centre du Mexique seraient nécessaires pour être certains que les distributions restreintes et isolées sont de vrais endémismes et non pas le résultat de données insuffisantes.

Comme unités d'analyse principales pour notre travail, nous avons considéré des unités taxonomiques de différents niveaux (sous- familles, genres, espèces), ainsi que d'autres unités comme les montagnes, l'altitude, le versant (voir le détail chapitre 8). Nous avons choisi de prendre les groupes taxonomiques comme unités fondamentales pour notre étude car cela nous a permis de nous approcher d'une biogéographie dynamique qui conjugue l'histoire de la distribution des espèces avec l'évolution géographique et géologique de la zone.

Le logiciel Qgis 2.6 a été utilisé pour réaliser les cartes et les tracés (tracks) individuels des espèces. Chaque carte rassemble toutes les localités actuellement connues des espèces, provenant des données issues de notre échantillonnage sur le terrain (présente thèse), auxquelles on a ajouté à la fois les données générées par les travaux de Master de J.L. Huerta (2015) et de V. Moctezuma (2014), et les données obtenues dans le cadre du projet CONABIO (projet JM032).

Un tracé individualisé est la représentation des coordonnées d'un taxon dans l'espace, c'est-à-dire le secteur géographique dans lequel s'est produite son évolution (Croizat 1958 ; Henderson 1989 ; Crisci & Morrone 1992). Dans la pratique, un tracé individualisé est représenté par une ligne sur une carte qui fait la connexion entre les localités ou les aires d'occupation du taxon concerné, en considérant la distance minimale entre elles pour les unir (Croizat 1964 ; Craw 1989 ; Crisci & Morrone 1992 ; Espinoza & Llorente 1993). Les catégories taxonomiques avec lesquelles on peut travailler sont l'espèce, un groupe d'espèces, ou des catégories supra-spécifiques comme le genre et la famille (Craw 1983, 1988).

Un tracé généralisé peut se reconnaître quand deux ou plusieurs tracés individualisés sont compatibles ou congruents (Craw 1989). L'aire biogéographique où deux ou plusieurs tracés généralisés se recoupent est nommée « nœud » ; elle est considérée comme une zone à part entière, aussi bien dans un sens géologique que biologique (Craw 1982 ; Espinoza & Llorente 1993) et cela implique une conjonction d'histoires biogéographiques et écologiques différentes (Craw *et al.* 1999).

Dans cette partie nous avons construit les tracés individualisés de chaque espèce, une synthèse ultérieure devant permettre de générer des tracés généralisés. Dans les cas où nous n'avons disposé que de trop peu de données, nous n'avons pas construit les tracés individuels car ils se seraient avérés trop peu informatifs pour une analyse évolutive et biogéographique.

6.3 La distribution géographique des espèces dans la ZTM : résultats

Analyser la faune de montagne dans la partie continentale du Mexique revient en définitive à étudier le patron paléo-américain de montagne dans la ZTM (voir chapitre 6.1). A partir du Miocène, l'orographie, les climats et le biote ont évolué conjointement pour générer ce patron paléo-américain de montagne. D'une façon très définie, celui-ci suit le biote ancien (notamment pour les insectes et les plantes) dans les montagnes de la ZTM. Toutefois, à la différence de ce qui s'est passé avec la faune néotropicale en provenance du sud, l'arrivée des éléments faunistiques venant du nord a constitué un phénomène continu depuis longtemps. Il en résulte que pour ces espèces ayant des affinités nordiques, on ne peut pas mettre en évidence de différences nettes dans leur période d'expansion dans la ZTM, contrairement à ce que l'on peut mieux appréhender avec les éléments ayant des affinités avec l'Amérique du sud, ceux d'origine la plus ancienne pour le patron du Haut Plateau et ceux d'origine récente (après la consolidation du pont du Panamá) pour le patron néotropical. On ne peut donc pas savoir si une lignée (ou un groupe d'espèces) est ancienne dans la ZTM (patron paléo-américain avec ses différents variantes) ou récente (patron néarctique).

Dans ce chapitre nous présentons un bilan de la distribution, de l'écologie et de l'affinité biogéographique des genres et espèces que nous avons échantillonnés au cours de nos trois campagnes de terrain. Afin de faciliter la lecture et aider le lecteur à mieux cerner la distribution de chaque espèce dans un cadre géographique complexe, nous avons reporté sur la Figure 21 les cordillères les plus représentatives du Mexique. On se reportera aux chapitres 2 et 3 pour l'histoire tectonique de cette région où l'évolution géologique du SVT est retracée.



Figure 21. Carte avec la position des cordillères les plus représentatives du Mexique et de l'Altiplano mexicain: (a) Sierra Madre Occidental ; (b) Sierra Madre Oriental ; (c) Haut Plateau Mexicain ; (d) Système Volcanique Transversal (SVT) ; (e) Sierra Madre del Sur ; (f) Sierra Madre du Chiapas (modifié d'après Morrone 2005).

6.3.1 Les Aphodiinae

Selon la classification de Dellacasa *et al.* (2001a), la sous-famille des Aphodiinae constitue le groupe le plus diversifié parmi les Scarabaeoidea, avec une distribution mondiale (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Une grande partie des Aphodiinae sont étroitement associés aux excréments des vertébrés. Ce sont généralement des endocoprides, c'est-à-dire que les espèces se nourrissent, pondent et se développent dans les déjections, sans creuser de terriers, ce qui les différencie des Scarabaeinae et Geotrupinae qui ont des habitudes télécoprives (déplacement des déjections qui sont enfouies à distance de la source de nourriture) ou paracoprives (enfouissement des déjections dans des terriers creusés directement sous la déjection) (Halffter & Edmonds 1982 ; Cambefort 1991). Dans le Tableau 6 nous avons listé les espèces d'Aphodiinae récoltées lors de notre travail, avec leurs affinités biogéographiques, tandis que les Figures 22 à 40 présentent les cartes de distribution connue et les tracks individualisés pour chacune de ces espèces.

Tableau 6. Liste des Aphodiinae présents dans la ZTM et résumé de leurs affinités biogéographiques (connues à partir des travaux de Lobo & Halffter 2000, Skelley *et al.* 2007, Cabrero-Sañudo *et al.* 2010 et ITIS 2015).

APHODIINAE	
Espèces	Affinités biogéographiques
<i>Agrilinellus azteca</i> (Harold 1863)	Paléoaméricain de montagne
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt 1911)	Paléoaméricain de montagne*
<i>Blackburneus charmionus</i> (Bates 1887)	Néotropicale*
<i>Blackburneus guatemalensis</i> (Bates 1887)	Néotropicale*
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson 1940)	Néotropicale*
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates 1887)	Néarctique
<i>Cephalocyclus fuliginosus</i> (Harold 1863)	Néarctique*
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar 1941)	Néotropicale
<i>Neotrichonotulus inurbanus</i> (Gordon & Howden 1973)	Néarctique*
<i>Neotrichonotulus perotensis</i> (Deloya & Lobo 1996)	Paléoaméricain de montagne
<i>Gonaphodiellus bimaculosus</i> (Schmidt 1909)	Néotropicale
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates 1887)	Néotropicale
<i>Gonaphodiopsis deloyai</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2012	Néotropicale
<i>Trichonotuloides alfonsinae</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2014	Pas d'information disponible
<i>Trichonotuloides hansferyi</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2014	Pas d'information disponible
<i>Trichonotuloides glyptus</i> (Bates 1887)	Paléoaméricain de montagne
<i>Oxyomus setosopunctatus</i> Schmidt 1911	Néarctique
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say 1825)	Néarctique
<i>Geomyphilus barrerae</i> (Islas 1955)	Néarctique*
<i>Geomyphilus pierai</i> (Lobo & Deloya 1995)	Néarctique
<i>Oscarinus indutis</i> (Harold 1874)	Néarctique

*Affinité non confirmée, mais supposée par l'affinité du genre.

6.3.1.1. Genre *Agrilinellus* Dellacasa M., Dellacasa G. & Gordon R.D. 2008

Il s'agit d'un genre quasi endémique du Mexique puisque parmi les sept espèces attribuées à ce genre, une seule (*A. chiapasensis*) présente une distribution qui déborde le Mexique et s'étend jusqu'au Salvador. D'après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), toutes ces espèces sont distribuées dans les montagnes mexicaines à des altitudes moyennes à élevées, entre 1000 et 2800 mètres.

***Agrilinellus azteca* (Harold 1863)** - Distribution connue : SVT, sud de la Sierra Madre Oriental et dans la Sierra Madre del Sur, Michoacán et Veracruz (Dellacasa *et al.* 2008 ; Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Il s'agit d'une espèce dont on ne connaît pas grand-chose, mais qui a été principalement collectée entre juillet et août. Dans notre étude, nous avons collecté cette espèce entre 2600 et 3500 mètres d'altitude sur les quatre montagnes échantillonnées (Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Sierra Negra et Malinche). Abondante à Cofre de Perote au-dessus de 3000 mètres. L'espèce a été trouvée en pleine zone forestière, mais aussi dans des zones ouvertes, entre juin et août. Capturée avec des pièges attractifs (excréments) et trouvée aussi par chasse directe dans les crottins de brebis.

***Agrilinellus ornatus* (Schmidt 1911)** - Espèce distribuée dans le SVT, le sud de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre Occidental (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Dans notre étude, nous l'avons trouvée entre 2600 et 3500 mètres, sur les quatre montagnes (Cofre de Perote, Pico de Orizaba, Sierra Negra et Malinche). Moins abondant qu'*A. azteca*, mais avec une phénologie similaire (juin à août). Aussi abondante à l'intérieur de la forêt que dans les zones ouvertes, dans les crottins de brebis et de cheval, mais capturée principalement avec des pièges attractifs (excréments).

6.3.1.2. Genre *Blackburneus* (s.l.) Schmidt 1913

Ce genre a une distribution principalement néotropicale mais on le trouve aussi dans les régions néarctique, orientale et afrotropicale. Parmi les 71 espèces décrites, cinq sont présentes au Mexique, le plus souvent dans les zones montagneuses à des altitudes au-delà de 1730 mètres (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Les cinq espèces trouvées dans la ZTM ont une affinité marquée pour les altitudes élevées, à la différence des autres espèces américaines du même genre qui sont essentiellement distribuées dans des régions aux altitudes proches du niveau de la mer ou dans des terres basses tropicales.

***Blackburneus charmionus* (Bates 1887)** – L'espèce a été citée du Costa Rica, du Salvador et du Mexique (Skelley *et al.* 2007). Au Mexique, on la trouve dans le SVT, ainsi que dans la Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Occidental et le sud de la Sierra Madre Oriental. Dans notre étude, nous n'avons trouvé qu'un seul individu de cette espèce, au Pico de Orizaba à une altitude de 2700 mètres. Sous un buisson au mois d'août.

***Blackburneus guatemalensis* (Bates 1887)** – Espèce citée du Guatemala, Costa Rica, Salvador, Mexique et Panamá (Skelley *et al.* 2007). Au Mexique, sa distribution est similaire à celle de *B. charmionus*, à laquelle il faut rajouter la Sierra de Chiapas et le Soconusco. Dans notre étude, *B. guatemalensis* a été trouvée entre 2600 et 2900 mètres au Pico de Orizaba et à la Malinche, avec un individu cleptoparasite dans un nid de *Copris armatus*. L'espèce a toujours été trouvée sur le versant au vent, dans des zones ouvertes de pelouses et buissons en juillet, soit dans des bouses de vache, ou capturée avec des pièges attractifs.

***Blackburneus saylorea* (Robinson 1940)** – Espèce citée du sud-est des États-Unis (Skelley *et al.* 2007). Au Mexique, l'espèce est présente dans le SVT, le sud de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre del Sur. Dans notre étude, nous l'avons trouvée à 2700 mètres au Pico de Orizaba, sous un buisson au moins d'août.

6.3.1.3. Genre *Cephalocyclus* Dellacasa M., Gordon R.D. & G. Dellacasa 1998

Ce genre est endémique de la partie sud de la région néarctique ; quelques espèces ont réussi à atteindre les montagnes de la région néotropicale de l'Amérique du Nord et l'Amérique centrale. C'est le genre qui compte le plus grand nombre d'espèces endémiques : dix-huit parmi les 21 espèces décrites ont été citées du Mexique. Ces espèces se rencontrent dans des stations de haute montagne, le plus souvent entre 1800 et 3200 mètres et même au-delà. Les imagos sont actifs de mai à août, plus particulièrement entre juin et juillet, période qui coïncide généralement avec les premières précipitations de la saison des pluies (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010).

***Cephalocyclus hoguei* (Bates 1887)** – Espèce trouvée dans la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, le SVT, la Sierra Madre del Sur et la Sierra de Chiapas jusqu'au Guatemala. Nous avons trouvé cette espèce au Cofre de Perote et Pico de Orizaba entre 2600 et 3400 mètres, où elle était abondante au-dessus de 3000 mètres. Collectée dans des déjections de bovins et à l'aide de pièges attractifs (excréments humains) entre juin et août. Trouvée à la fois en forêt et dans les zones ouvertes (pelouses et buissons), dans une matrice de végétation hétérogène.

***Cephalocyclus fuliginosus* (Harold 1863)** – Sa distribution au Mexique est similaire à celle de *C. hoguei*. Elle fait partie du domaine néarctique (ITIS 2015), comme l'ensemble du genre. Trouvée aussi au Pinal, un volcan proche de La Malinche (Moctezuma 2014).

6.3.1.4. Genre *Labarrus* (Mulsant & Rey 1870)

Il s'agit d'un genre avec une distribution mondiale, présent dans toutes les régions biogéographiques. Quelques auteurs (Petrovitz 1961 ; Stebnicka & Howden 1995) considèrent que ce genre (avec environ 20 espèces acceptées) pourrait être plutôt un complexe d'espèces avec un patron polymorphique. Néanmoins, Angus *et al.* (2004) ont confirmé qu'au moins *L. lividus* et *L. pseudolividus* sont des espèces bien différenciées (caryotype et morphologie des genitalia).

***Labarrus pseudolividus* (Balthasar 1941)** – Cette espèce a une distribution très large au Mexique, avec probablement une origine néotropicale (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010), car elle est affine avec des environnements normalement de type néotropical. L'espèce a été également citée de La Réunion, Martinique, Guadeloupe et la Polynésie française ; d'après Skelley *et al.* (2007), la distribution de cette espèce serait mondiale (s'il s'agit toujours de la même espèce). Cependant, Smith (2009) inclut plutôt cette espèce dans la liste des Scarabaeoidea de la région néarctique (ce qui réduirait sans doute sa distribution). Durant toute notre étude, nous n'avons trouvé qu'un individu, dans la forêt de la Sierra Negra, pendant le mois d'août. Sa distribution a des affinités avec le patron de distribution néotropical typique, avec cependant des nuances dans la mesure où cette espèce a tendance à coloniser les montagnes, ce qui n'arrive pas avec les Scarabaeinae qui ont le même patron de distribution.

6.3.1.5. Genre *Neotrichonotulus* Dellacasa M., Gordon R.D. & Dellacasa G. 2004

Ce genre néarctique est endémique de la partie septentrionale de la ZTM, du sud des Montagnes Rocheuses aux Etats Unis et de la partie Est du SVT. Les trois espèces connues sont toutes décrites du Mexique et semblent avoir des distributions bien distinctes. Ce sont des espèces pholéophiles, associées aux nids de rongeurs. D'après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), on les rencontre dans des localités élevées à très élevées, entre 2400 et 2800 mètres.

***Neotrichonotulus inurbanus* (Gordon & Howden 1973)** – Présence dans la Sierra Madre Occidental, jusqu'en Arizona aux USA (Skelley *et al.* 2007 ; Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Au cours de notre échantillonnage sur le terrain, nous n'avons capturé qu'un seul individu, à 3200 mètres au Cofre de Perote, à l'intérieur d'un nid de Geomyidae, protégé par des buissons.

***Neotrichonotulus perotensis* (Deloya & Lobo 1996)** – Distribuée à l'intersection entre la Sierra Madre Oriental et le SVT, nous avons trouvé cette espèce en abondance entre 3100 et 3400 mètres au Cofre de Perote et à la Sierra Negra, dans les nids de deux espèces de gaufres à poche (*Cratogeomys merriami* et *Thomomys umbrinus*). Pour plus de détails sur la biologie de cette espèce, se reporter à la partie 7.1 de cette thèse.

6.3.1.6. Genre *Gonaphodiellus* (sensu lato) Schmidt 1913

Ce genre est distribué dans la région néotropicale. Trois des 17 espèces connues sont présentes au Mexique, distribuées dans les chaînes montagneuses. D'après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), ces espèces sont habituellement présentes à des altitudes comprises entre 1600 et 2000 mètres.

***Gonaphodiellus bimaculosus* (Schmidt 1909)** – L'espèce a été observée dans la partie sud de la Sierra Madre orientale, dans la partie Est du SVT et dans la Sierra Madre del Sur ainsi que dans la Sierra de Chiapas (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Elle a été trouvée aussi au Soconusco (région côtière du sud-ouest de l'État du Chiapas) et a été collectée en altitude en bordure du Golfe du Mexique et du Pacifique. Elle est citée aussi du Costa Rica et du Guatemala. Nous avons trouvé cette espèce au Pico d'Orizaba entre 2600 et 2700 mètres, avec une abondance faible. Les individus ont été capturés entre juillet et août, à la fois en forêt et dans des habitats de pelouses, sur le versant au vent (humide).

***Gonaphodiellus opisthius* (Bates 1887)** – C'est l'espèce avec la distribution la plus large, localisée dans la Sierra Madre Occidentale, la Sierra Madre Orientale, le SVT, la Sierra Madre del Sur et la Sierra de Chiapas. Dans notre étude, cette espèce a été trouvée au Pico de Orizaba, au Cofre de Perote et à La Malinche, entre 2600 et 2700 mètres. Elle est beaucoup plus abondante que *G. bimaculosus* au Pico de Orizaba. L'espèce a été trouvée de juin à août, en forêt et dans des zones de buissons et pelouses ; les individus ont été collectés à l'aide de pièges attractifs (excréments) et également dans des déjections de brebis.

***Gonaphodiopsis deloyai* Dellacasa M., Dellacasa G. & Gordon R.D. 2012** – L'espèce a été trouvée très récemment par Huerta (2015) au Cofre de Perote, dans des nids de Geomyidae.

6.3.1.7. Genre *Trichonotuloides* Balthasar 1945

C'est un genre présent en Amérique centrale et en Amérique du Nord, avec une distribution dans la région mésoaméricaine, au Mexique et au Guatemala (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Deux espèces nouvelles rattachées à ce genre ont été décrites très récemment par Dellacasa *et al.* (2014a) : *Trichonotuloides alfonsinae* et *T. hansferyi*.

***Trichonotuloides alfonsinae* Dellacasa M., Dellacasa G. & Gordon R.D. 2014.** -. Pendant notre travail de terrain, nous avons découvert cette nouvelle espèce entre 2700 et 3400 mètres d'altitude au Pico de Orizaba et à la Sierra Negra. L'espèce a toujours été trouvée sur les versants sous le vent, dans des zones ouvertes de pelouses et des zones arbustives dans une mosaïque de végétation (forêts, pelouses, cultures), au mois de juin. L'espèce paraît avoir une préférence pour les terres franches argileuses. Les individus ont été collectés dans des déjections de brebis et cheval, ainsi que quelques-uns dans des pièges attractifs (excréments humains).

***Trichonotuloides hansferyi* Dellacasa M. Dellacasa G. & Gordon R.D. 2014** - Nous avons trouvé un seul individu de cette espèce, à 3200 mètres d'altitude sur le versant au vent du Cofre de Perote. Les autres collectes de cette espèce récemment décrite ont été réalisées par Montes de Oca & Santiago dans une communauté villageoise située au bas du Cofre de Perote, à 1800 mètres d'altitude (Dellacasa *et al.* 2014 a).

***Trichonotuloides glyptus* (Bates 1887)** – Cette espèce, endémique du Mexique, est distribuée dans les montagnes de la Sierra Madre Occidentale, le SVT, le sud de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre del Sur. D'après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), on la rencontre à des altitudes d'environ 2600 mètres. Dans notre étude, nous l'avons trouvée entre 3100 et 3400 mètres d'altitude au Cofre de Perote. Collectée avec des pièges attractifs et également dans des crottins de cheval entre juin et juillet.

6.3.1.8. Genre *Oxyomus* Dejean 1833

Le genre *Oxyomus* présente une distribution mondiale, avec 28 espèces réparties dans les régions paléarctique, orientale, afrotropicale et néarctique. Trois espèces de ce genre sont distribuées au Mexique : *O. silvestris*, *O. mariateresae* et *O. setosopunctatus* (Dellacasa *et al.* 2014b). Nous n'avons échantillonné qu'une de ces trois espèces.

***Oxyomus setosopunctatus* Schmidt 1911** – Cette espèce endémique d'origine néarctique est présente seulement au Mexique. D'après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), elle est distribuée dans les zones montagneuses du SVT, le sud de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre del Sur. On la rencontre à des altitudes élevées, au-dessus de 2600 mètres. Dans notre étude, nous l'avons trouvée entre 2600 et 3300 mètres d'altitude au Pico de Orizaba. Elle a été collectée entre juillet et août, dans des zones de buissons et pelouses, principalement à l'aide de pièges attractifs mais aussi en chasse directe dans des déjections de brebis. *O. setosopunctatus* a été également collecté par Moctezuma (2014) au Pinal à des altitudes élevées. On pourrait considérer que sa présence dans la ZTM constitue un paléo-endémisme qui pourrait se rattacher au patron paléo-américain (Halffter comm. pers.).

6.3.1.9. Genre *Planolinellus* Dellacasa M. & Dellacasa G. 2005

***Planolinellus vittatus* (Say 1825)** – Cette espèce est la seule du genre *Planolinellus* présente dans la région Holarctique (largement distribuée en Amérique du nord et Amérique centrale). C'est une espèce coprophage généraliste qui montre aussi des habitudes détritivores. Cette distribution est inusuelle, mais selon Dellacasa & Dellacasa (2005) et Gordon & Skelley (2007), il s'agit peut-être d'une espèce native d'Amérique du Nord qui a été introduite dans la zone Paléarctique. Au Mexique, on la trouve dans les zones élevées de la Sierra Madre Occidentale, le Haut plateau, la Sierra Madre Oriental, le SVT, La Sierra Madre del Sur et la Sierra de Chiapas. On l'a aussi observée

dans quelques localités du Golfe du Mexique, à des altitudes au-dessus de 2000 mètres. Lors de notre travail d'échantillonnage sur le terrain, nous l'avons rencontrée entre 2700 et 3400 mètres au Cofre de Perote et Pico de Orizaba. Collectée en juin et août, à l'intérieur de la forêt et dans des zones de buissons, avec des pièges attractifs.

6.3.1.10. Genre *Geomyphilus* (*sensu lato*) Gordon & Skelley 2007

Ce genre est endémique de la région Néarctique. Quatre des seize espèces du genre sont présentes au Mexique, où elles sont endémiques des chaînes montagneuses, comme le SVT ou la Sierra Madre Oriental. D'après Gordon & Skelley (2007) et Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), au Mexique les espèces de ce genre ont été trouvées entre les altitudes 1900 et 2300 mètres, où elles exploitent les déjections présentes dans les terriers des Geomyidae (rongeurs), plus particulièrement des Gaufres à poche des montagnes (Gordon & Skelley 2007 ; Cabrero-Sañudo *et al.* 2010).

***Geomyphilus pierai* (Lobo & Deloya 1995)** – L'espèce a été collectée au sud de la Sierra Madre Oriental (Cabrero Sañudo *et al.* 2010) et dans le SVT dans la localité dénommée "Los Pescados" au Cofre de Perote par Deloya & Lobo (1995), entre 2900 et 3100 mètres. Dans notre étude, nous avons trouvé cette espèce au Cofre de Perote, La Malinche et la Sierra Negra, entre 2700 et 3400 mètres, dans les nids de *C. merriami* et *T. umbrinus*.

***Geomyphilus barrerae* (Islas 1955)** – L'espèce a été collectée dans le SVT et dans la Sierra Madre Oriental (Cabrero Sañudo *et al.* 2010). Dans notre étude, nous l'avons trouvée au Pico de Orizaba, Cofre de Perote et Sierra Negra, entre 2700 et 3400 mètres, dans les nids de Geomyidae (*C. merriami* et *T. umbrinus*).

6.3.1.11. Genre *Oscarinus* Gordon & Skelley 2007

Il s'agit d'un genre fondamentalement néarctique, mais quelques espèces se trouvent aussi dans la région néotropicale. Quatre de ses 18 espèces ont une distribution dans les montagnes mexicaines, entre 1900 et 2500 mètres.

***Oscarinus indutilis* (Harold 1874)** – Cette espèce a une distribution très étendue. Elle est présente dans la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidentale, la Sierra Madre del Sur, la Sierra de Chiapas et le SVT (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010). Lors de notre étude, nous l'avons trouvée entre 3100 et 3400 mètres au Cofre de Perote et au Pico de Orizaba. Collectée entre juillet et août dans des zones de buissons et de pelouses, du côté au vent.

6.3.1.12. Etablissement des cartes de distribution des Aphodiinae et calcul des tracés (tracks) individuels.

Selon Dellacasa (1987, 1988 a,b, 1991, 1995), la sous-famille des Aphodiinae possède une diversité générique et spécifique très élevée par rapport à d'autres groupes de Scarabaeidae. La distribution et les affinités de chaque genre, et même de chaque espèce sont très différents.

Les cartes de la distribution connue des espèces que nous avons échantillonnées pendant nos trois ans de travail, ainsi que celles des tracks individualisés qui leurs correspondent, sont présentées dans les figures 22 à 40. Nous avons reporté sur les cartes nos propres données, complétées par celles de la base de données du CONABIO (projet JM032), en prenant en compte aussi les données de Moctezuma (2014) et de Huerta (2015) qui correspondent à des zones adjacentes à notre zone d'étude.

Agrilinellus azteca - La distribution de cette espèce (Fig. 22a) et surtout son tracé individualisé (Fig. 22b) montrent que celle-ci tend en général à suivre les chaînes de montagnes du centre et sud du pays, comme son affinité biogéographique paléo-américaine de montagne le laissait supposer (Tableau 6). L'espèce est citée aussi de l'Etat de Veracruz, apparemment de sites pas très éloignés de la côte, mais on ne connaît pas leur localisation exacte. Selon les cartes de distribution de Cabrero- Sañudo *et al.* (2010), *A. azteca* pourrait être distribué dans toute la partie centre-est du Mexique, jusqu'en Amérique centrale.

Agrilinellus ornatus – Sa distribution connue (Fig. 23a) et son tracé individualisé (Fig. 23b) indiquent que cette espèce est très liée aux chaînes de montagnes, principalement au SVT et à la Sierra Madre Occidentale. A la différence d'*A. azteca*, *A. ornatus* présente une distribution plus centrée sur les zones d'altitude. D'après les cartes de distribution potentielle de Cabrero- Sañudo *et al.* (2010), cette espèce pourrait se trouver partout dans la Sierra Madre Occidentale et la Sierra Madre Orientale, pour se diriger vers l'Amérique centrale en suivant toujours les chaînes montagneuses, confirmant ce que l'on observe avec le track individualisé (Fig. 23b).

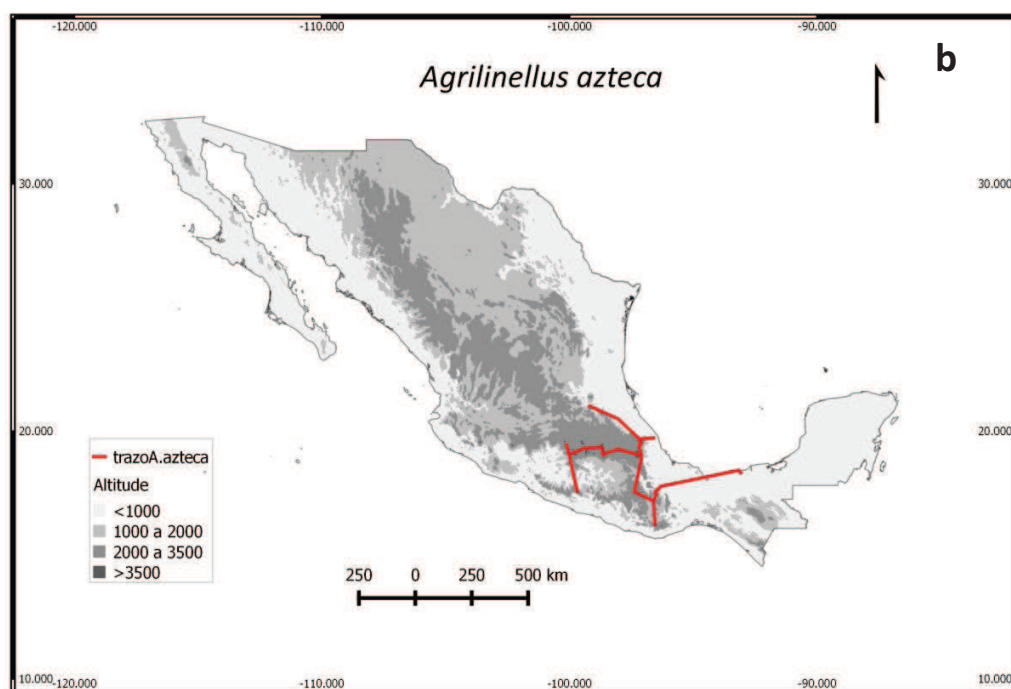
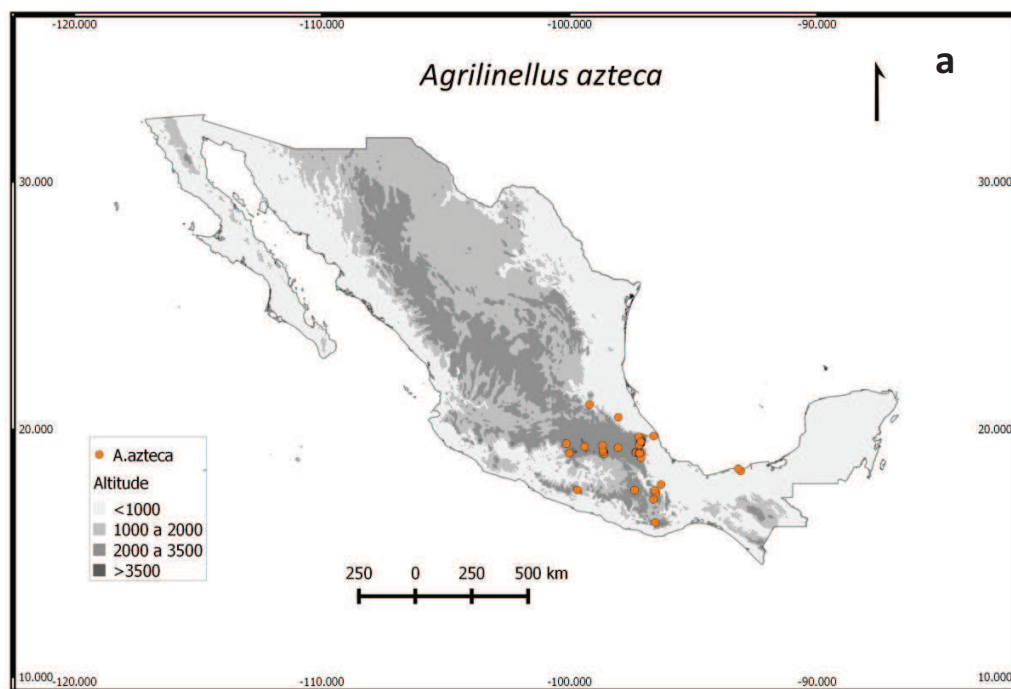


Figure 22. *A. azteca* : (a). Carte de la distribution connue de l'espèce ; (b). Tracé individualisé obtenu.

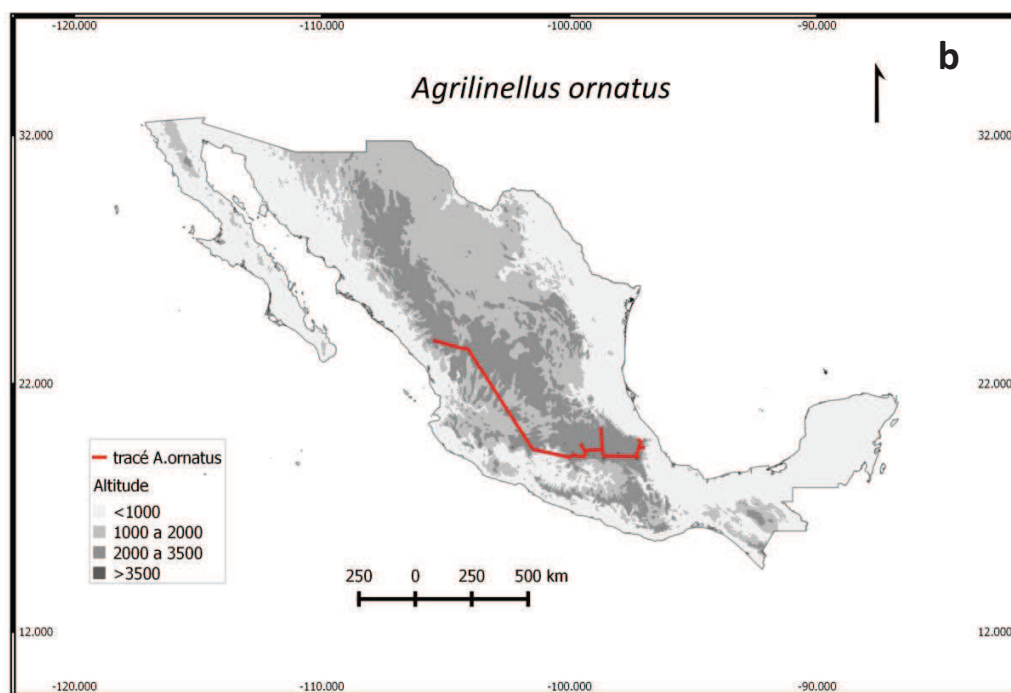
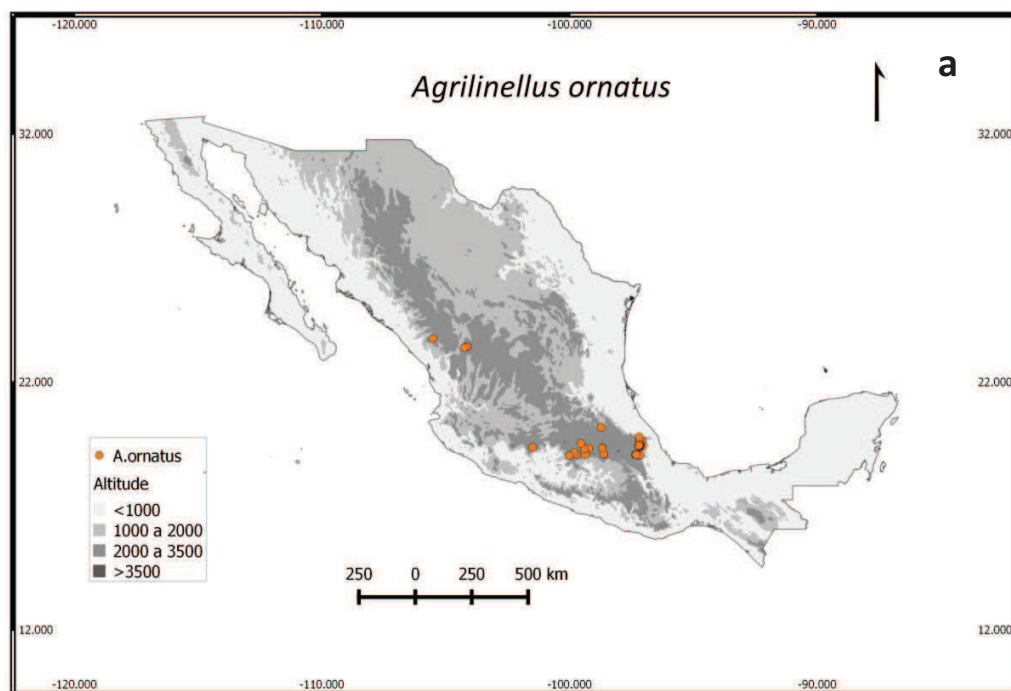


Figure 23. *A. ornatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Blackburneus charmionus - c'est une espèce qui présente une affinité néotropicale, mais que l'on trouve au Mexique dans les chaînes montagneuses. Nous l'avons toujours trouvée à des altitudes relativement basses (Fig. 24a), et d'après son tracé individualisé elle paraît plutôt suivre les contours des chaînes montagneuses en passant par les plaines et les vallées entre les massifs (Fig. 24b). De façon similaire à ce que l'on a obtenu avec *A. ornatus* quant à sa distribution potentielle (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010), apparemment *B. charmionus* devrait suivre les chaînes de montagnes depuis l'Amérique centrale jusqu'aux Sierras Madre Oriental et Occidentale, au nord du pays.

Blackburneus guatemalensis – C'est une espèce avec une affinité néotropicale. Nous disposons pour cette espèce de nombreuses données de présence (Fig. 25a), ce qui permet de calculer un tracé individualisé plus complet que pour les autres espèces qui montre en détail comment *B. guatemalensis* suit les chaînes de montagnes depuis l'Amérique centrale (non figurée sur la carte) jusqu'au Mexique, sans presque pénétrer sur les Hauts Plateaux ou les plaines du centre du pays (Fig. 25b).

Blackburneus saylorea – En accord avec la distribution connue de cette espèce, on constate que celle-ci est plutôt distribuée dans la Sierra Madre del Sur, la partie est du SVT et le sud de la Sierra Madre Oriental (Fig. 26a), mais avec un tracé individualisé qui se poursuit jusqu'au sud des États-Unis, *a priori* en suivant les cordillères (Fig. 26b).

Cephalocycclus hoguei - Selon la carte des localités où l'espèce est présente, celle-ci se trouve dans les zones de montagnes du SVT, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidentale et del Sur (Fig. 27a). L'examen du tracé individualisé obtenu montre qu'en effet l'espèce suit bien les montagnes. Cependant le manque de données sur sa présence dans les Sierras Madre Oriental et Occidentale donne un tracé qui n'est pas très clair (Fig. 27b) car il est difficile de trancher si *C. hoguei* suit tout le long les chaînes montagneuses ou traverse le Haut Plateau (Altiplano Mexicano).

Labarrus pseudolivinus – Cette espèce a une distribution très large au Mexique (Fig. 28a), depuis le sud des États-Unis jusqu'en Amérique centrale (ces deux pays n'étant pas indiqués sur la carte). Selon son tracé individualisé (Fig. 28 b), elle paraît avoir une préférence marquée pour les régions montagneuses, bien qu'on la retrouve aussi dans les plaines et sur le Haut Plateau. Cabrero-Sañudo *et al.* (2010) arrivent à une carte de distribution potentielle comprenant presque tout le Mexique, ce qui est normal car apparemment les caractéristiques environnementales convenant aux besoins de l'espèce sont très larges, lui permettant de s'adapter facilement à de nombreuses situations.

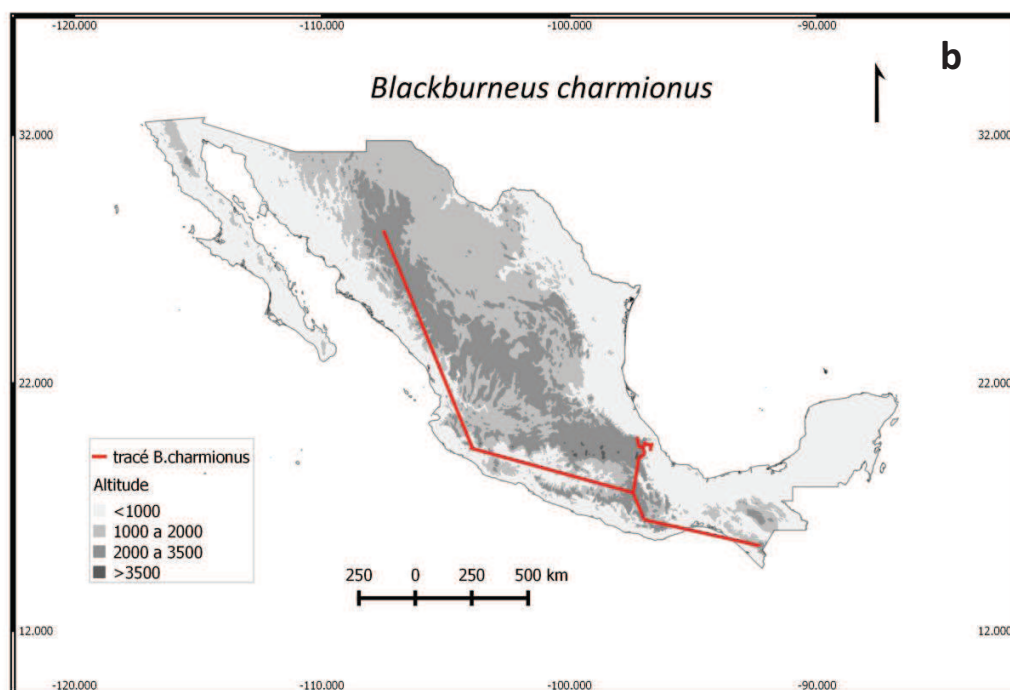
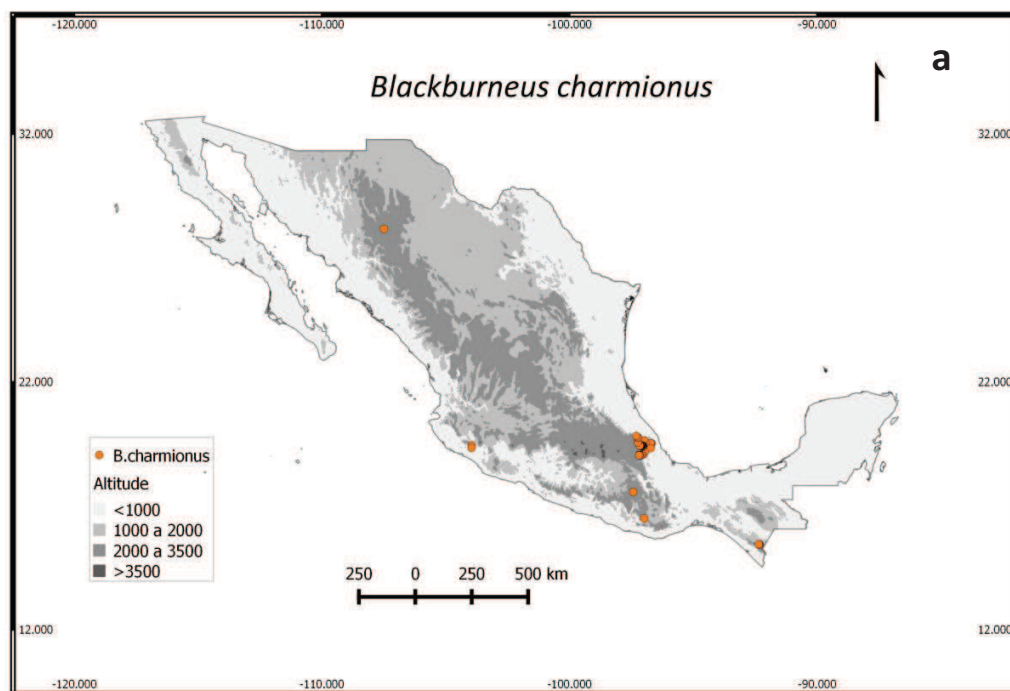


Figure 24. *B. charmionus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

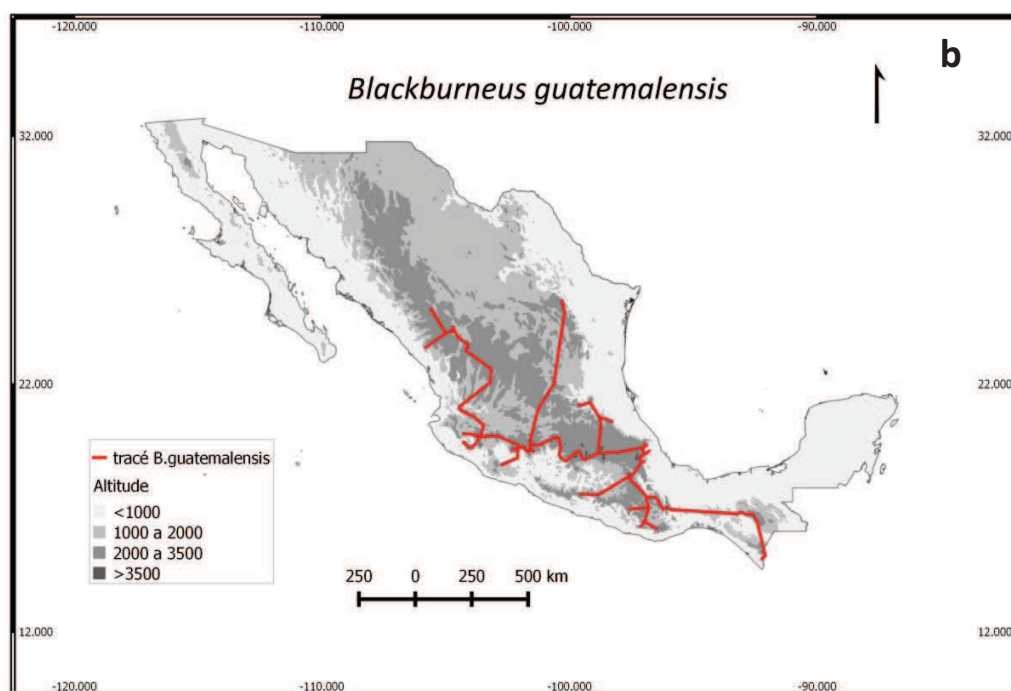
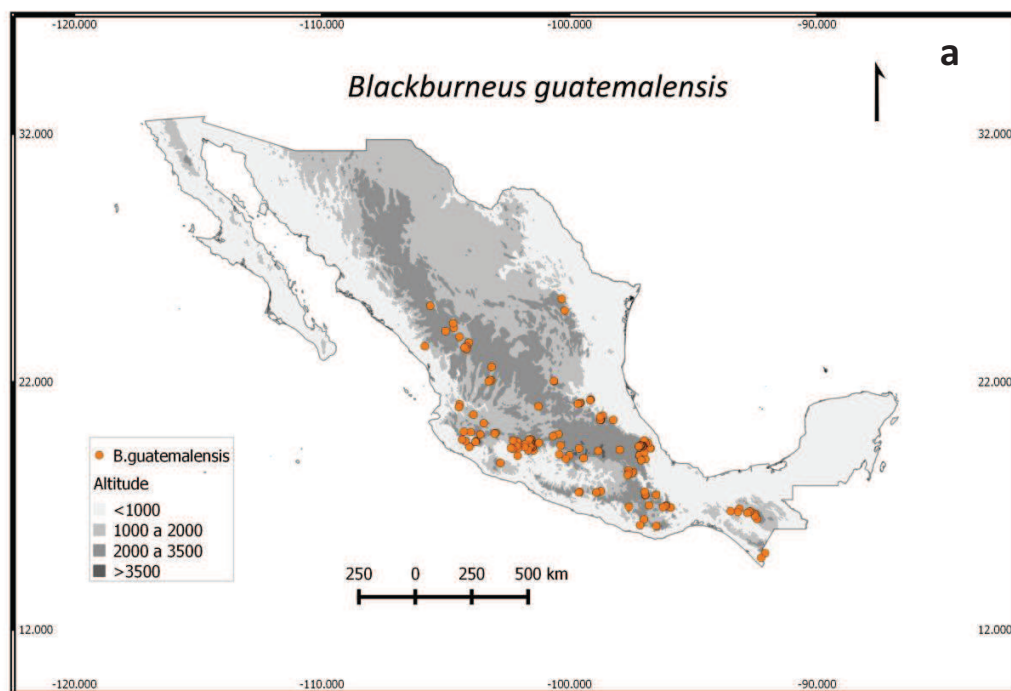


Figure 25. *B. guatemalensis* : (a). Carte de la distribution connue au Mexique ; (b). Tracé individualisé obtenu. Le tracé et la distribution de *B. guatemalensis* se poursuivent en Amérique centrale, non figurée sur la carte.

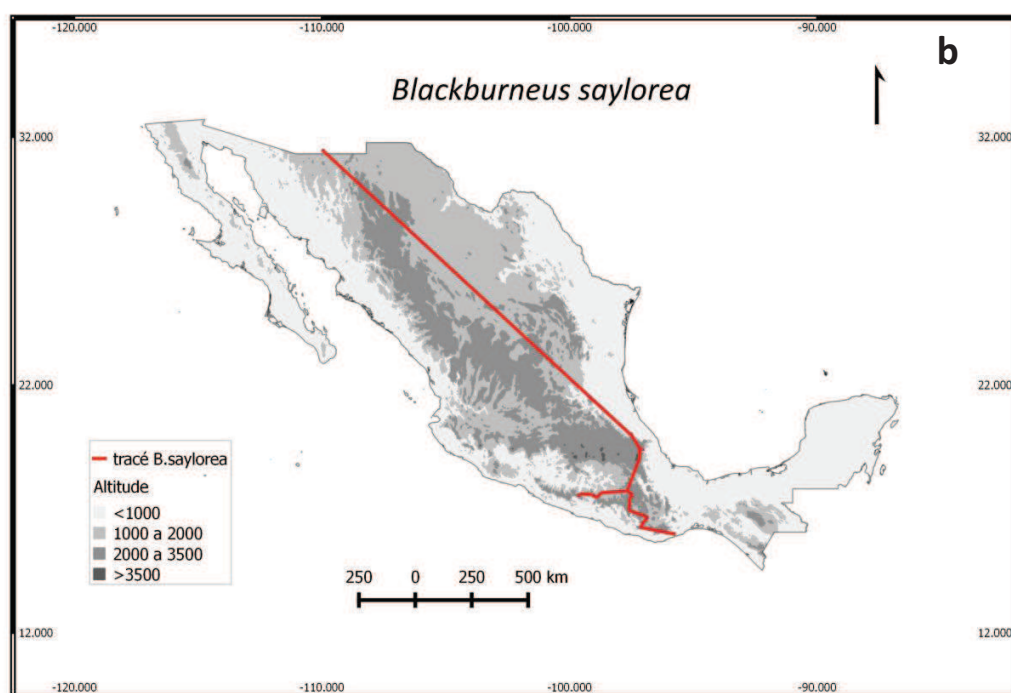
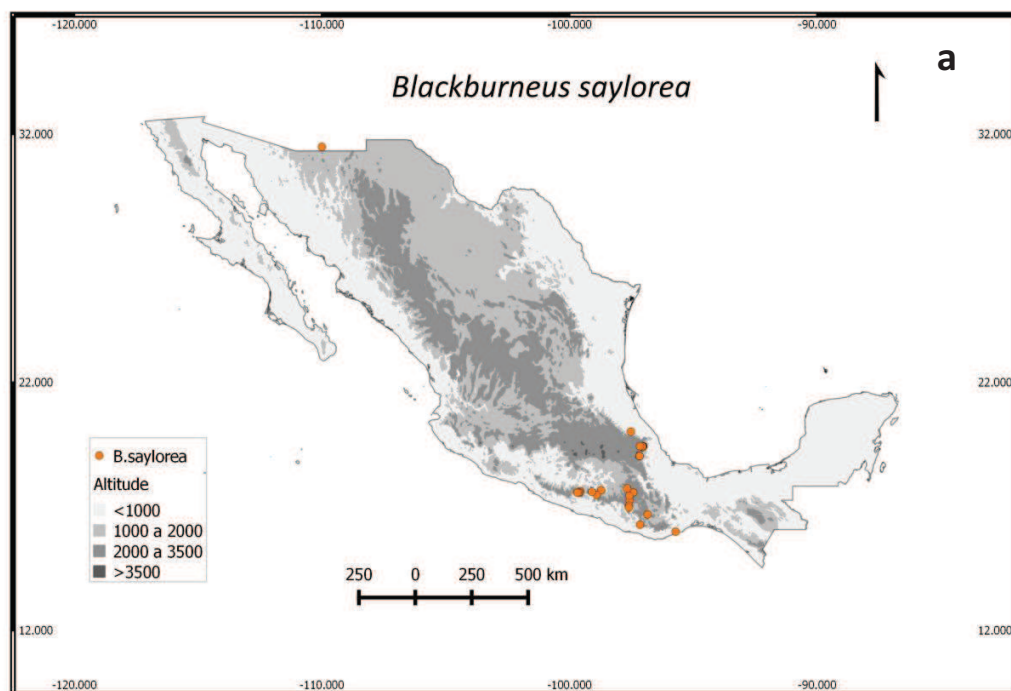


Figure 26. *B. saylorea* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

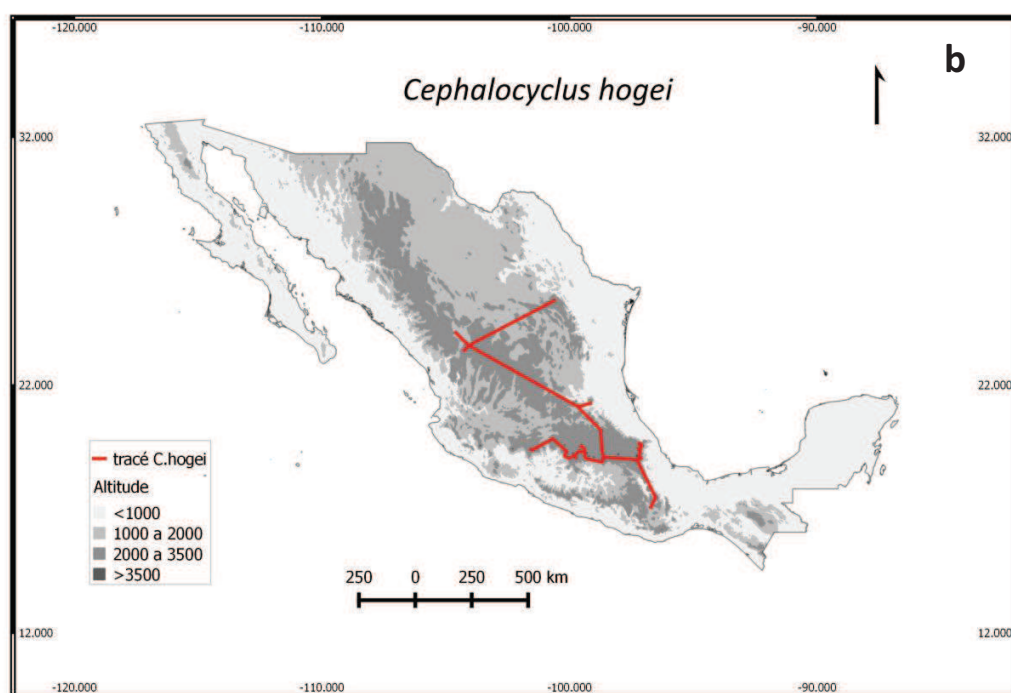
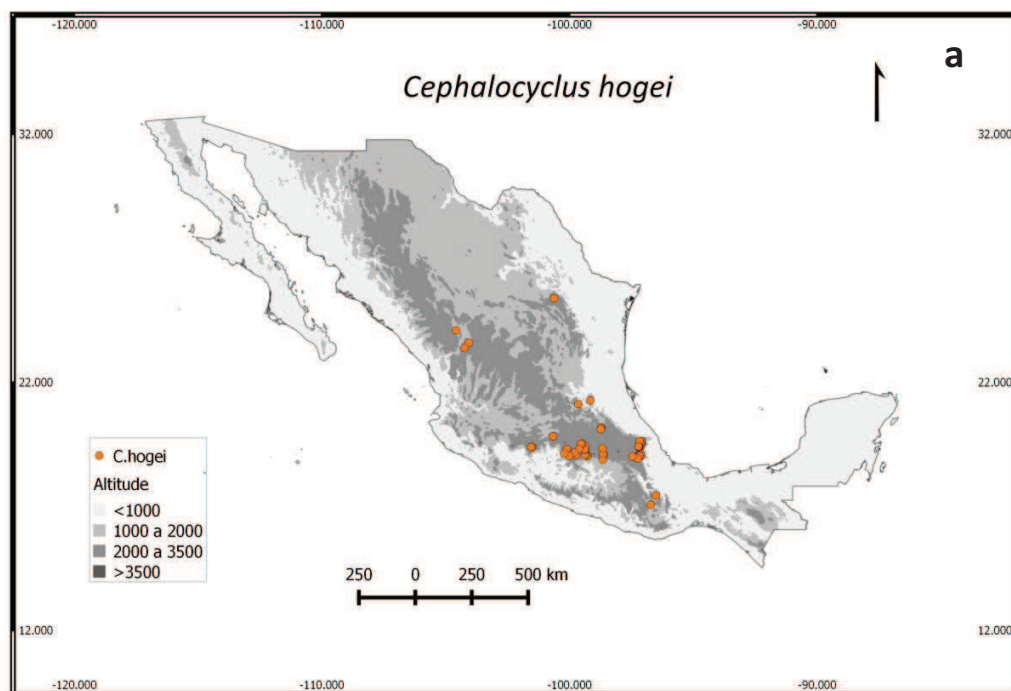


Figure 27. *C. hogei* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

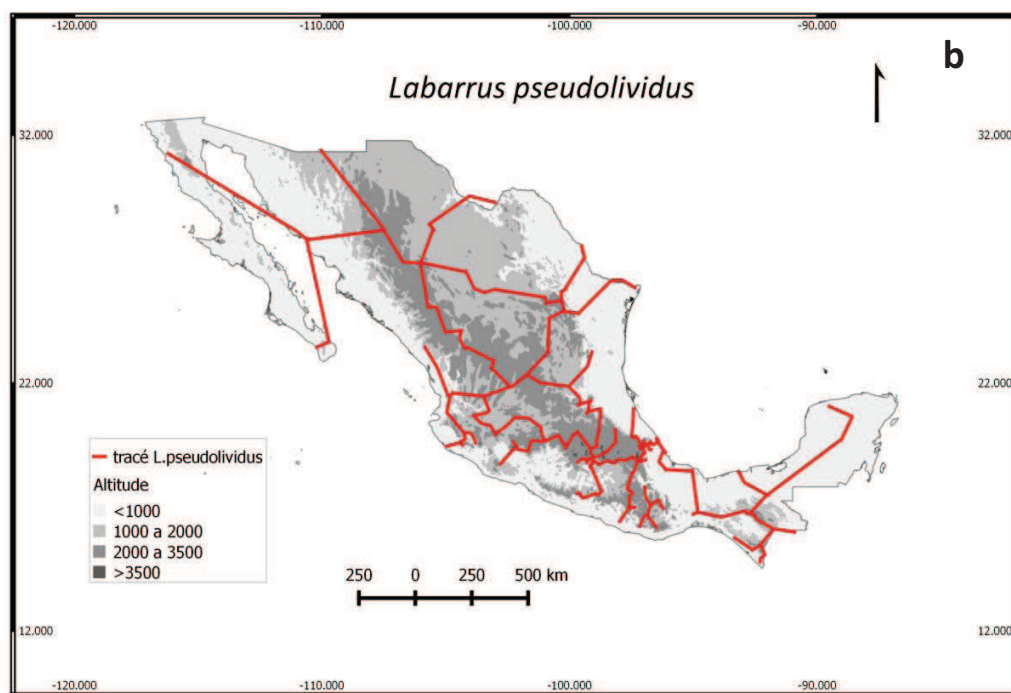
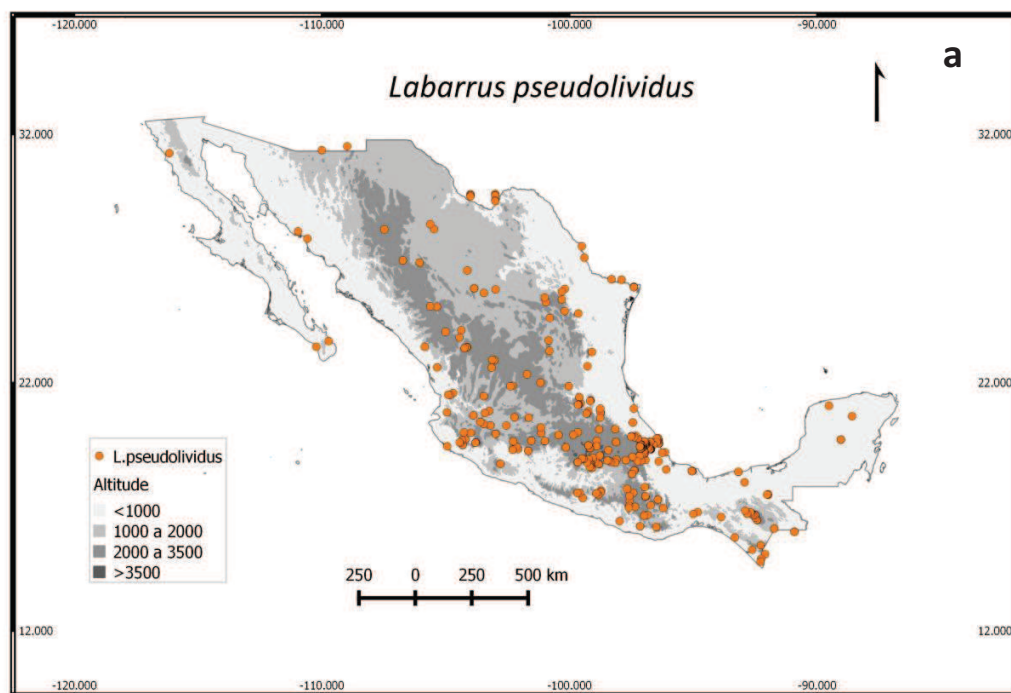


Figure28. *L. pseudolivividus* : (a). Carte de la distribution connue au Mexique ; (b). Tracé individualisé obtenu. Le tracé de *L. pseudolivividus* (et sa distribution) sont continus du sud des Etats-Unis jusqu'en Amérique centrale (pays non figurés sur la carte).

Neotrichonotulus inurbanus – Les données précises disponibles pour cette espèce étant très peu nombreuses, nous ne présentons qu’une carte avec ses points de présence avérée, sans le tracé individualisé correspondant (Fig. 29). Selon nos données, l’espèce est distribuée dans le SVT et le sud de la Sierra Madre Oriental. Citée aussi de la Sierra Madre Occidental par Cabrero *et al.* (2010), elle devrait être présente jusqu’en Arizona (Skelley *et al.* 2007), mais nous ne disposons pas des localités précises.

Neotrichonotulus perotensis – De façon similaire que pour *N. inurbanus*, la quantité de données disponibles sur *N. perotensis* ce n’est pas grande. Aussi nous ne présenterons que la carte reportant ses points de présence (Fig. 30). Les seules localités connues sont situées dans la partie est du SVT. Il s’agit d’une espèce pholéophile, ce qui ne facilite pas son échantillonnage et explique en grande partie le manque de données.

Gonaphodiellus bimaculosus – L’espèce a été trouvée dans le SVT, et les Sierra Madre Oriental, del Sur et du Chiapas (Fig. 31a). Selon son tracé individualisé (Fig. 31b), cette espèce suit les chaînes montagneuses. Un échantillonnage plus poussé dans les Sierras du Mexique aiderait à savoir si cette espèce se distribue aussi tout le long de la Sierra Madre Occidental et Oriental : le track laisserait supposer que c’est le cas, mais il manque une confirmation par plus de données.

Gonaphodiellus opisthius – L’espèce a une distribution dans toutes les Sierras du pays (Fig. 32a), avec des données de présence également en Amérique centrale (pas indiquée sur la carte). Son tracé individualisé calculé (Fig. 32b) montre clairement que cette espèce suit les chaînes montagneuses depuis le sud. L’espèce est probablement aussi distribuée dans toute la largeur des Sierra Madre Oriental et Occidental. En fonction de l’allure de son tracé et d’après Cabrero-Sañudo *et al.* (2010), l’espèce est probablement aussi distribuée dans toute la largeur de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre Occidental.

Trichonotuloides alfonsinae – c’est une espèce récemment décrite (Dellacasa *et al.* 2014a) sur laquelle on a seulement les données de présence de sa localité type et celle des paratypes (Pico de Orizaba et Sierra Negra ; Fig. 33). Nous ne disposons pas d’assez d’information pour générer un track.

Trichonotuloides hansferyi – Le cas de cette espèce est similaire à celui de *T. alfonsinae*, l’espèce ayant été elle aussi récemment décrite (Dellacasa *et al.* 2014a). Nous ne disposons que des données de sa présence dans sa localité type (notre échantillonnage, Cofre de Perote) et dans une autre localité du même massif où elle avait été collectée peu de temps auparavant (Fig. 34).

Trichonotuloides glyptus – L’espèce est présente dans des localités du SVT et des Sierra Madre Oriental, Occidental et du Sud, avec une présence aussi sur la côte du Golfe du Mexique (Fig. 35a). Selon son tracé individualisé (Fig. 35b) et d’après Cabrero- Sañudo *et al.* (2010), l’espèce suit plutôt les chaînes de montagnes, où elle est capable d’atteindre des altitudes élevées (jusqu’à 3400 mètres, partie 6.3.1.7 de cette thèse).

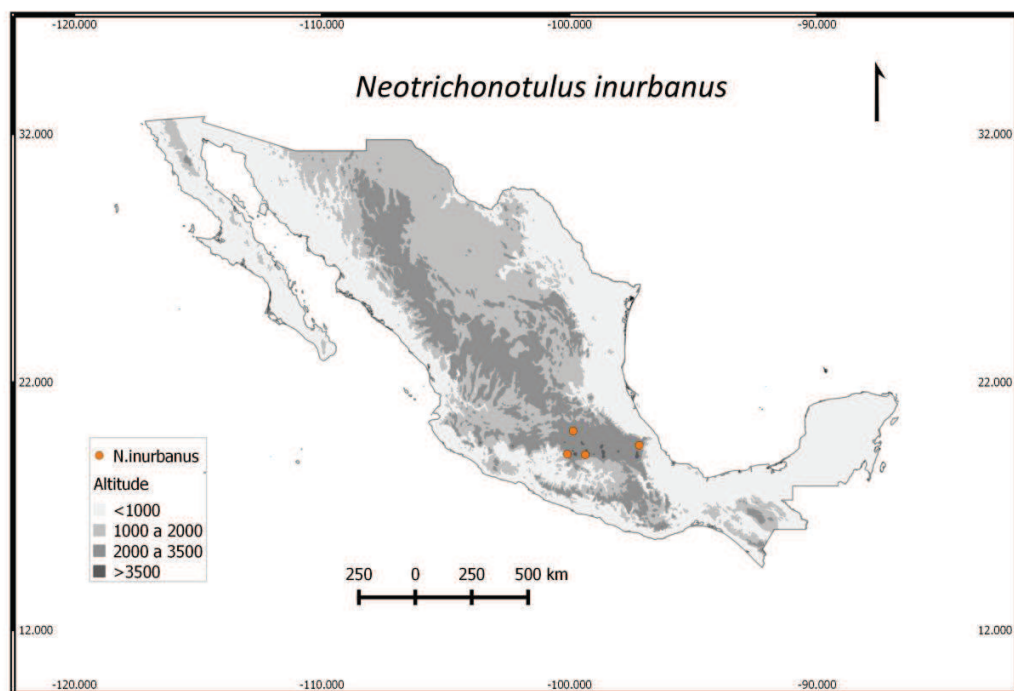


Figure 29. Carte de la distribution connue de *N. inurbanus*.

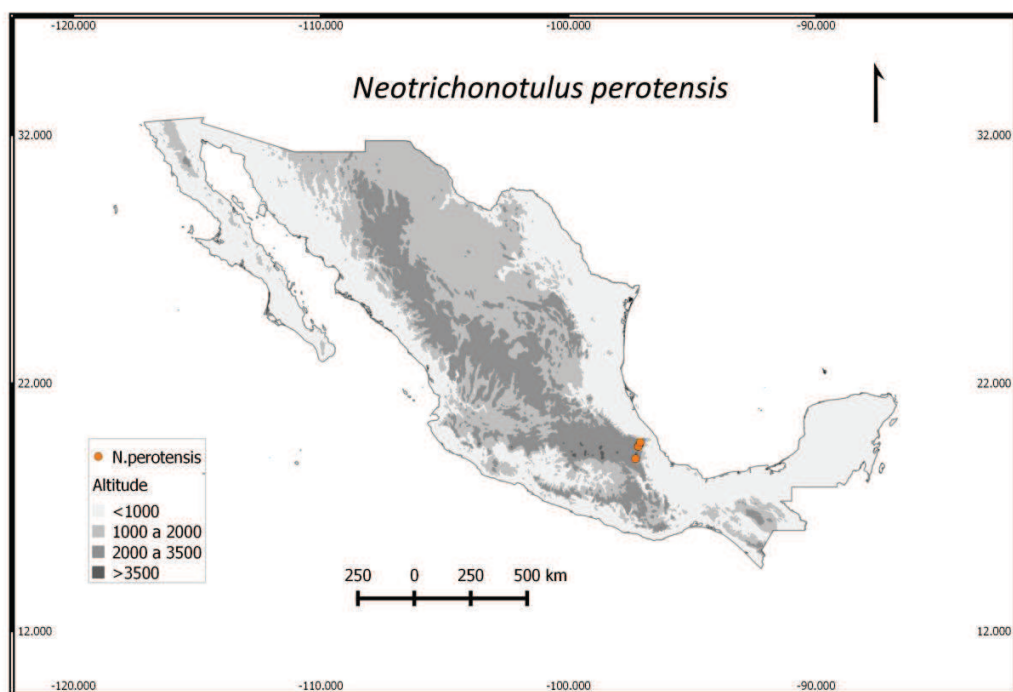


Figure 30. Carte de la distribution connue de *N. perotensis*.

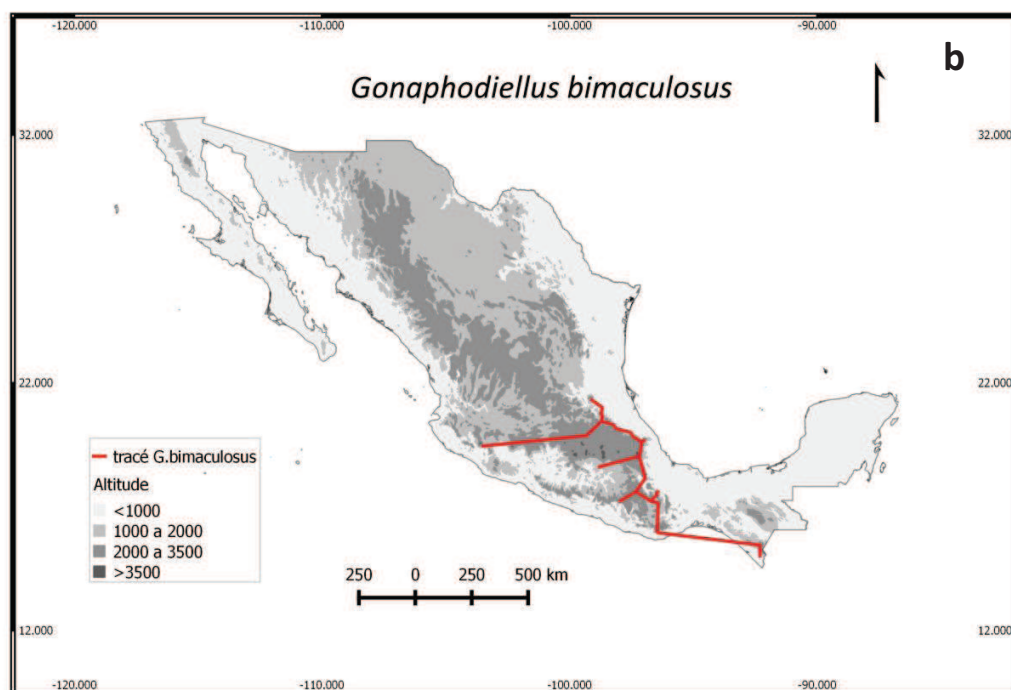
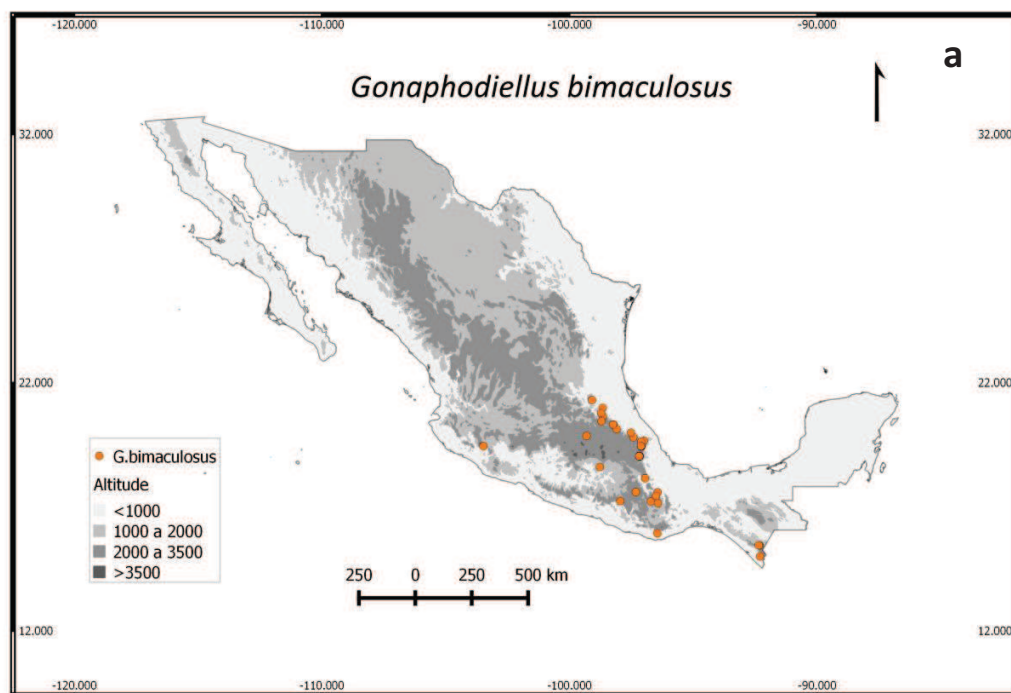


Figure 31. *G. bimaculosus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

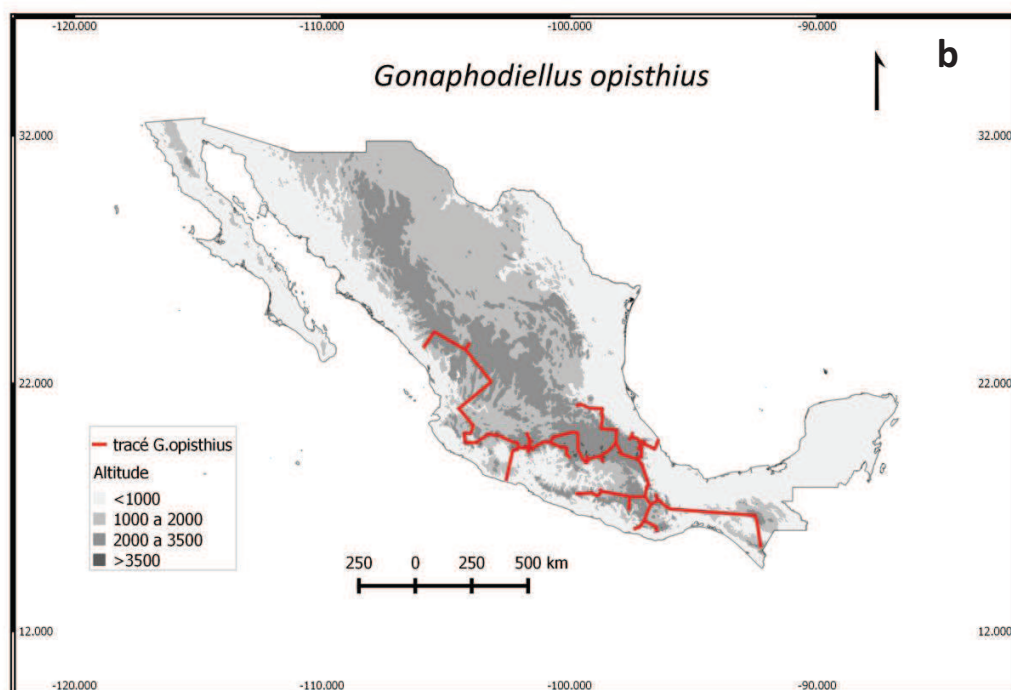
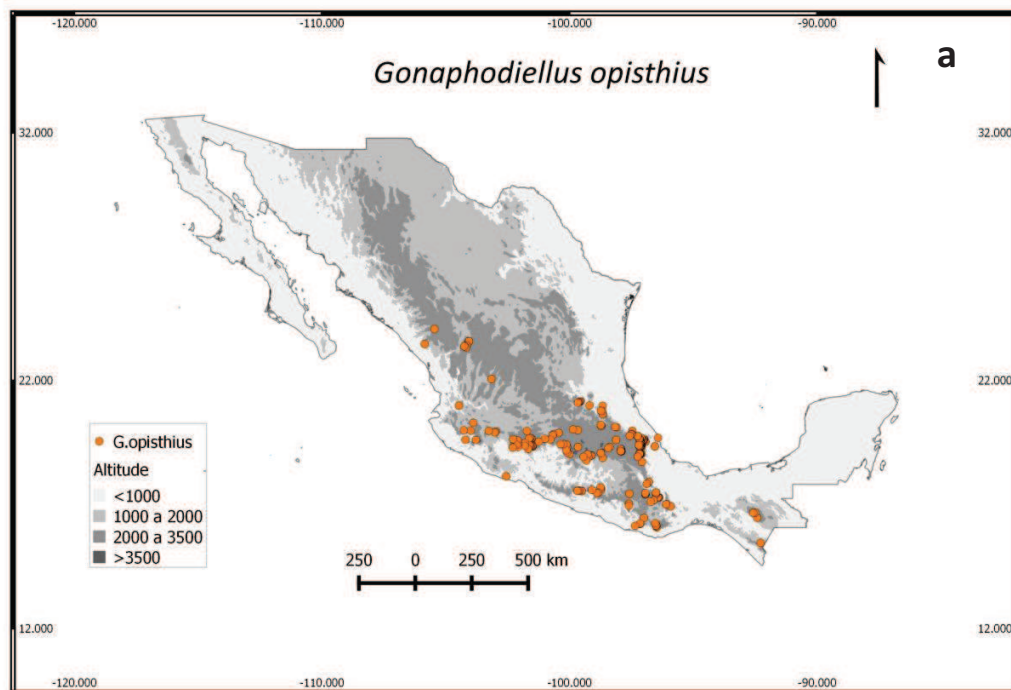


Figure 32. *G. opisthius* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

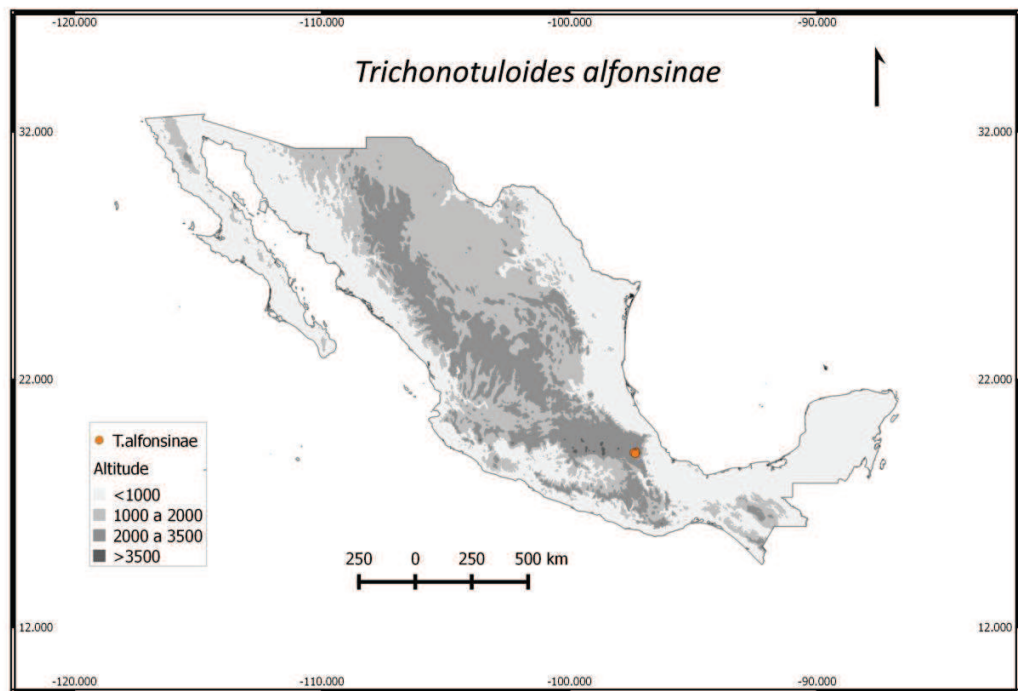


Figure 33. Carte de la distribution connue de *T. alfonsinae*.

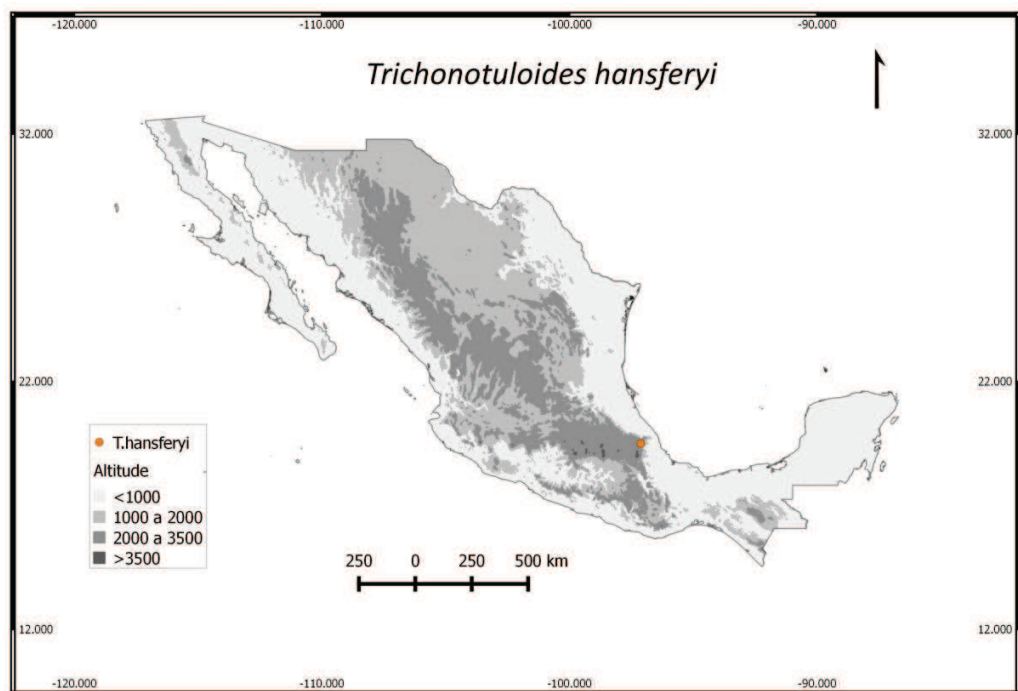


Figure 34. Carte de la distribution connue de *T. hansferyi*.

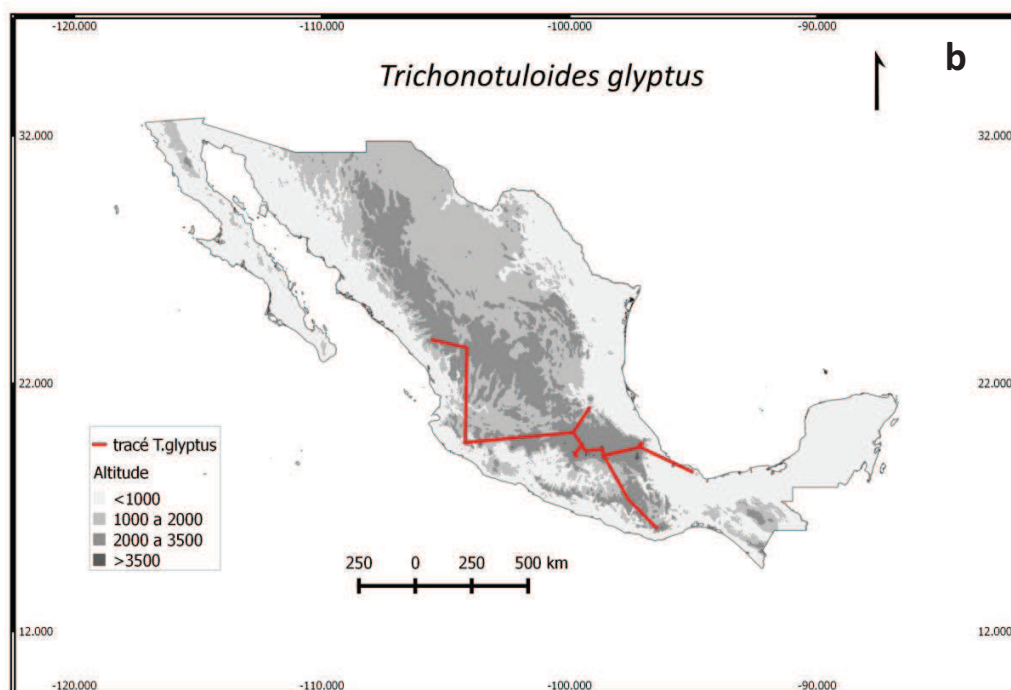
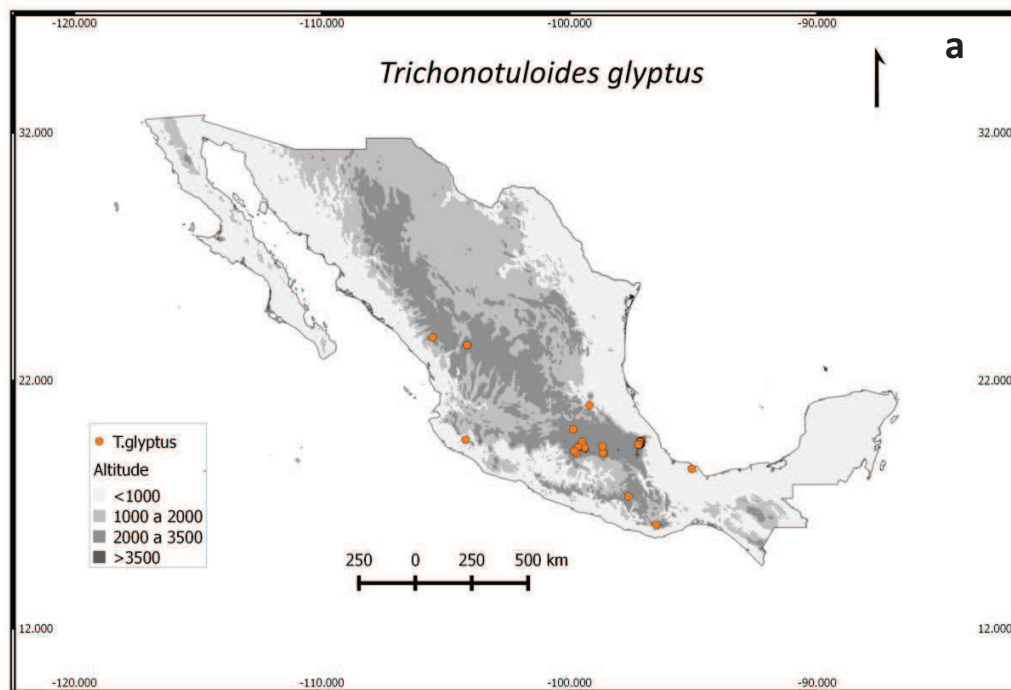


Figure35. *T. glyptus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Oxyomus setosopunctatus – Pour cette espèce, on dispose de données de présence dans le SVT, le sud de la Sierra Madre Oriental, un point sur la Sierra Madre del Sur et un autre sur la côte du Golfe du Mexique (Fig. 36a). Selon son tracé individualisé (Fig. 36b), l'espèce suit les chaînes de montagnes en traversant la plaine du Golfe pour rejoindre les hautes montagnes du centre du pays.

Planolinellus vittatus – Les données de présence qu'on a pour cette espèce proviennent de notre travail de terrain et de la base des données CONABIO (projet JM032), qui rassemble en principe la dernière révision de la présence des Scarabaeinae au Mexique. Pour cette espèce nous ne disposons que de très peu des données (Fig. 37), ce que ne permet pas de calculer un tracé généralisé. Néanmoins Cabrero- Sañudo *et al.* (2010) présentent une carte de répartition de *P. vittatus* avec beaucoup de localités et une distribution très large au Mexique. En attendant la mise à jour de la base CONABIO, et sans les données finales pour cette espèce, nous ne pouvons pas discuter en détail de sa distribution.

Geomyphilus pierai – Le cas de cette espèce est semblable à celui de *G. barrerai* (voir ci-après), espèce pholéophile trouvée dans la partie Est du SVT (Fig. 38). Les données disponibles sont encore moins nombreuses et il n'a pas été possible de calculer son tracé généralisé. On trouvera dans la partie 7.1.5 de cette thèse une discussion plus approfondie sur le complexe d'espèces *G. barrerai* - *G. pierai* au niveau phylogéographique (Arriaga & Roy, soumis).

Geomyphilus barrerai – Il s'agit d'une espèce pholéophile distribuée dans le SVT, la partie sud de la Sierra Madre Oriental et le Haut Plateau (Fig. 39). L'espèce suit les chaînes montagneuses, plutôt pour suivre ses hôtes (gauphres à poche) car dans le Haut Plateau *G. barrerai* suit la distribution de *C. merriami* et *T. umbrinus*. Selon Cabrero- Sañudo *et al.* (2010), cette espèce pourrait se trouver aussi dans la Sierra Madre Occidentale, del Sur et du Chiapas. Cette hypothèse est plausible en considérant que si les gauphres à poche ont une continuité dans leur distribution, *a priori* ces coléoptères associés pourraient faire de même. Comme on l'observe dans leurs tracés individualisés, *G. pierai* et *G. barrerai* ont été collectées également dans la Sierra Madre Oriental, avec une distribution qui correspond à l'Est des cordillères du centre du Mexique (Fig. 38 et 39).

Oscarinus indutilis – L'espèce a une distribution très large dans les chaînes de montagnes du Mexique, comme en témoigne la répartition des points de présence (Fig. 40a). Le tracé généralisé calculé à partir de ces données montre comment l'espèce suit les chaînes montagneuses depuis l'Amérique Centrale, en continuant probablement tout au long des Sierra Madre Oriental et Occidentale (Fig. 40b).

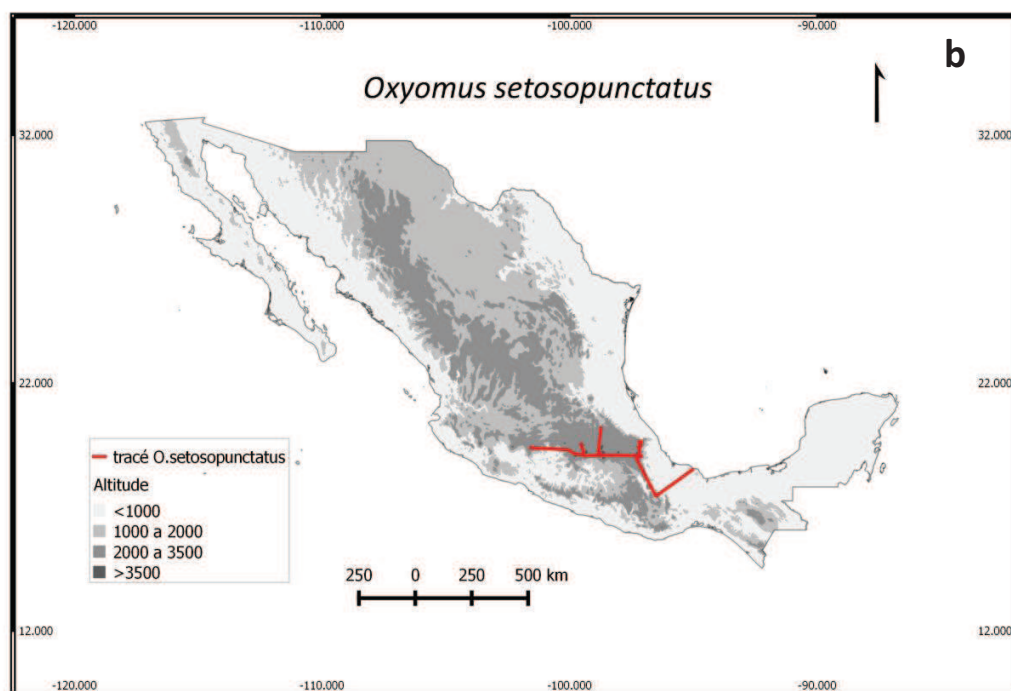
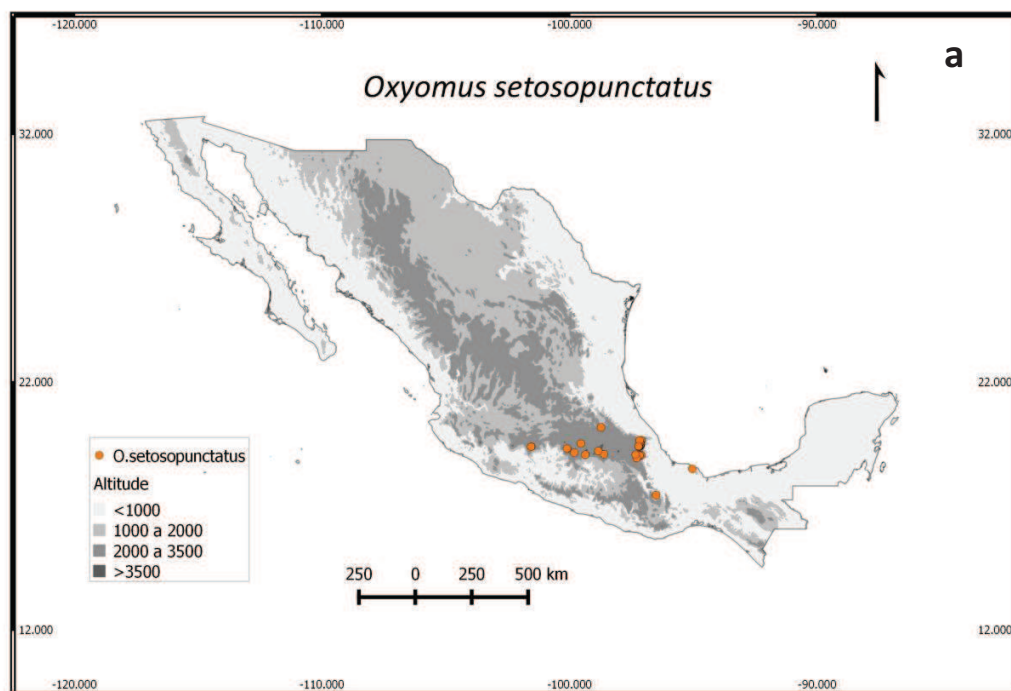


Figure36. *O. setosopunctatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

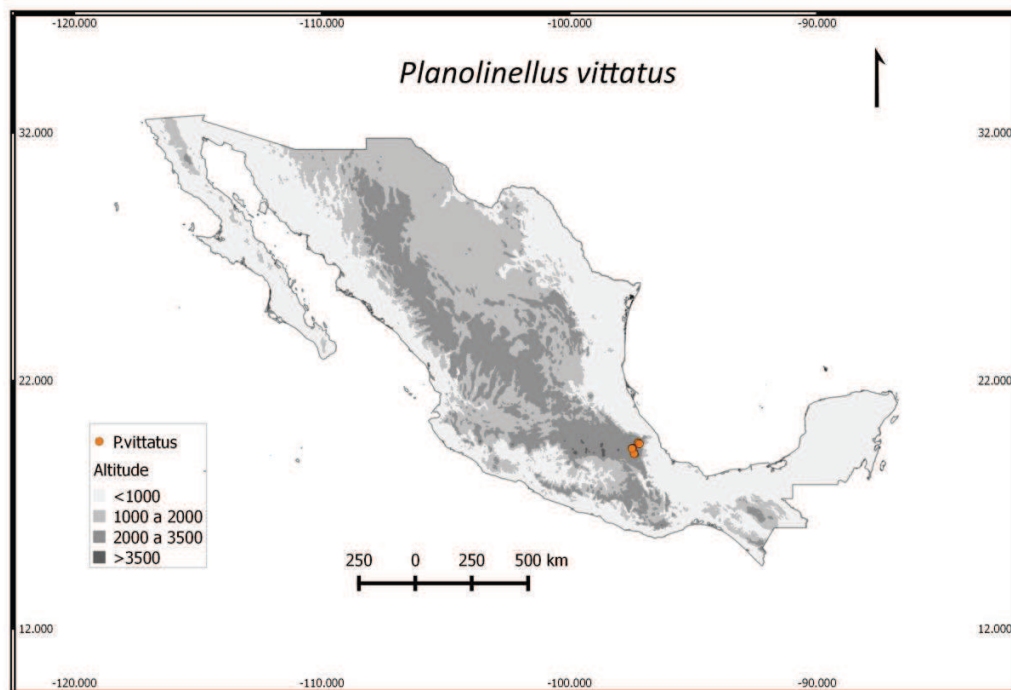


Figure 37. Carte de la distribution connue de *P. vittatus*.

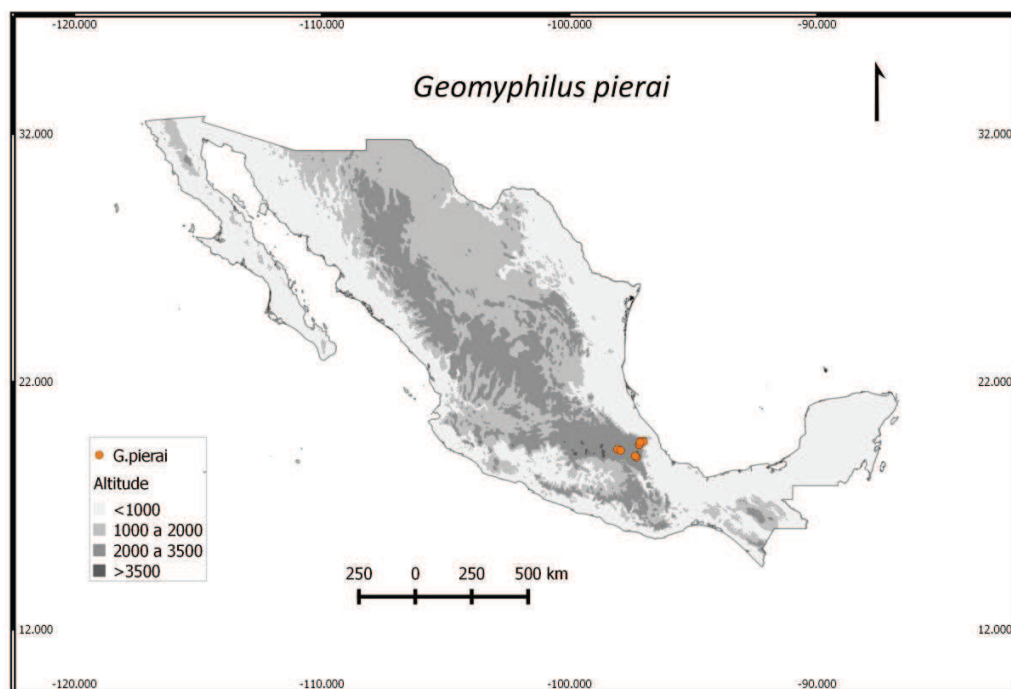


Figure 38. Carte de la distribution connue de *G. pterai*.

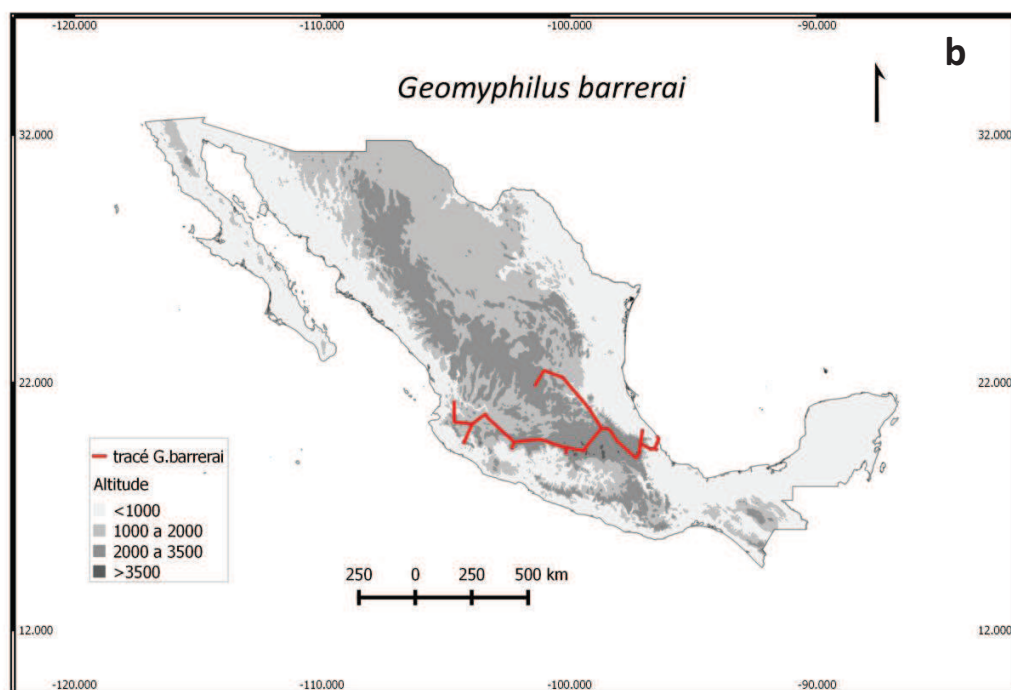
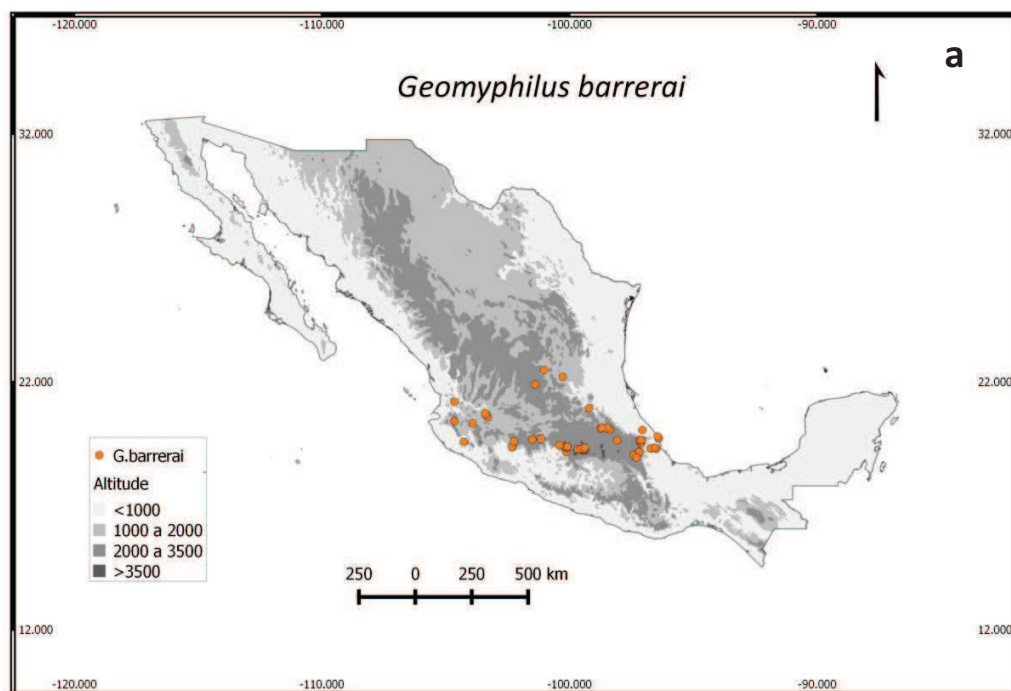


Figure 39 *G. barrerae* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

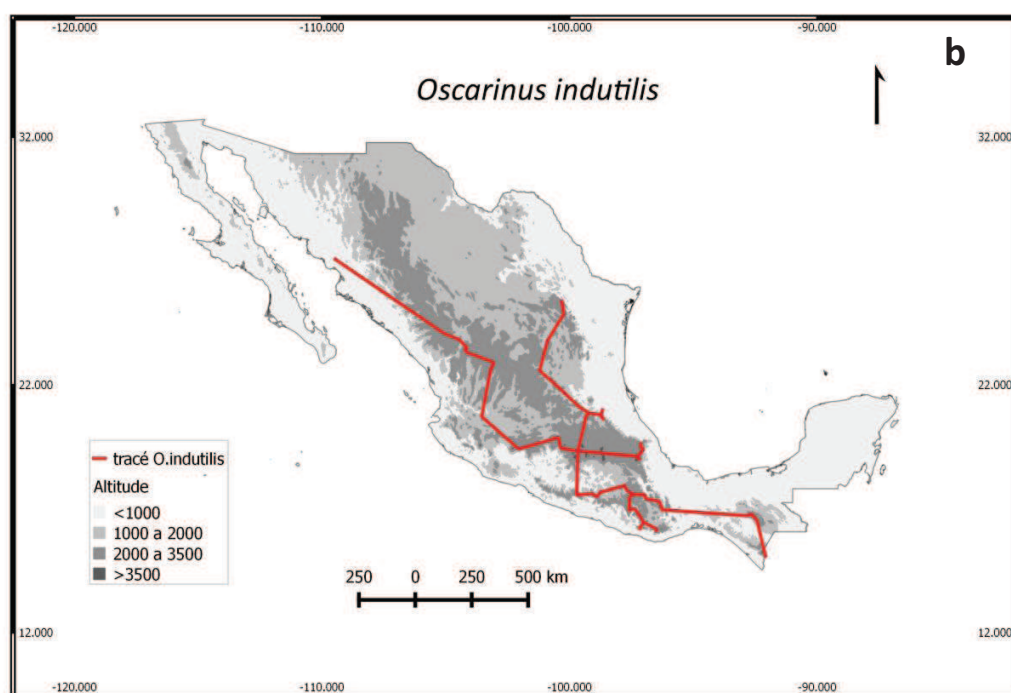
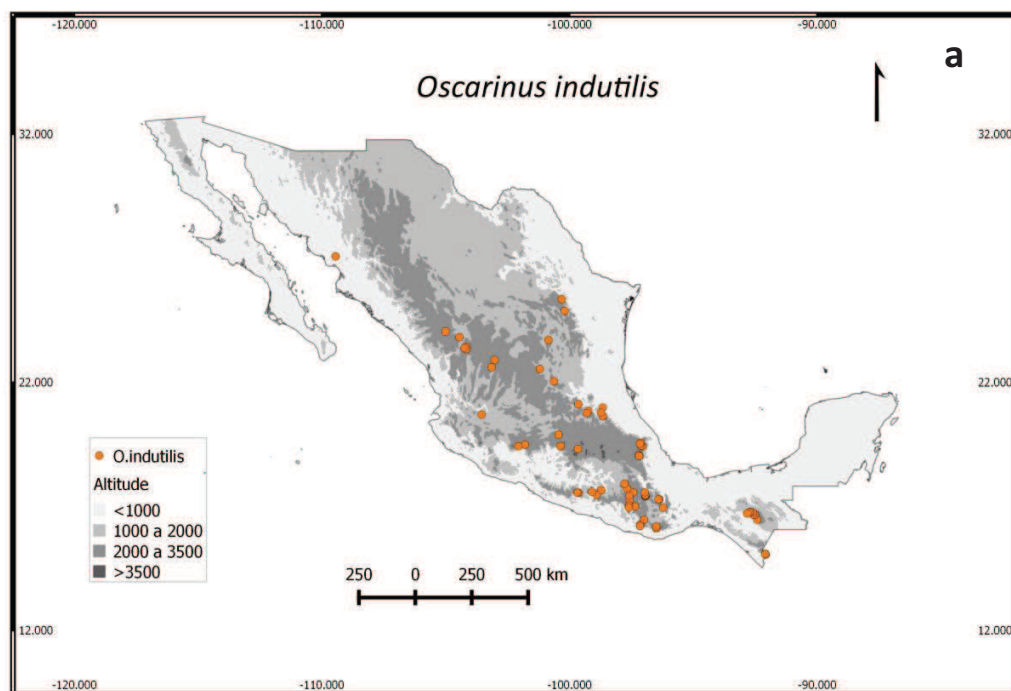


Figure 40. *O. indutilis* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

En conclusion, l'information disponible sur la distribution des espèces d'Aphodiinae au Mexique reste encore très restreinte. Il y a un déficit d'échantillonnage qui ne permet pas d'évaluer finement la distribution de ces espèces dans leur ensemble. En effet, jusqu'à ce jour l'essentiel des travaux sur les insectes coprophages ont porté sur les Scarabaeinae et dans une moindre mesure sur les Geotrupinae (soit pour une facilité de piégeage, soit pour leur taille plus importante, ou pour leur relative facilité d'identification). Pour toutes ces raisons les Aphodiinae constituent un groupe sur lequel de nombreuses informations restent à recueillir.

Si on fait une analyse biogéographique genre par genre, on met en évidence un premier ensemble de genres qui correspondent à des éléments holarctiques ou exclusivement néarctiques qui ont pénétré largement dans la ZTM. C'est un type de distribution très bien représenté chez les Aphodiinae de la ZTM, avec 33% du total des genres dans la ZTM et 61 espèces (soit 55% du total des espèces). Il s'agit des genres *Geomyphilus*, *Oscarinus*, *Planolinellus*, *Neotrichonotulus*, *Agrilinellus* et *Cephalocyclus* qui, dans la ZTM, ont une distribution qui correspond au Patron Néoarctique (Halffter comm. pers.). On pourrait rattacher aussi à cet ensemble le genre *Trichonotuloides*, dont la distribution est restreinte à la ZTM avec une première expansion géologiquement récente vers le Sud, ainsi que le genre *Oxyomus* qu'on pourrait considérer comme un reliquat du Patron Paléo-américain selon Halffter. Tous ces genres sont présents dans notre zone d'étude et montrent une affinité clairement septentrionale. Un petit nombre de genres d'Aphodiinae ont pénétré dans la ZTM depuis le sud, comme *Blackburneus*, *Gonaphodiellus* et *Labarrus*.

6.3.2 Les Scarabaeinae

Cette sous-famille a été divisée en 12 tribus (Cambefort 1991), dont dix sont représentées dans le Nouveau Monde et deux sont limitées à l'Ancien Monde (Gymnopleurini et Scarabaeini). Les membres de cette sous-famille sont connus sous le nom de bousiers. Ils se nourrissent des déjections des mammifères, mais quelques-uns sont spécialisés sur différents types de fèces, charognes, champignons, fruits en décomposition et détritiques de matières végétales.

Les espèces des genres *Copris* et surtout *Onthophagus* correspondent aux Scarabaeoidea copro-nécrophages d'origine septentrionale (principalement de l'Ancien Monde) qui ont eu le plus de succès dans la ZTM. Leur succès à la fois géographique, écologique et évolutif (spéciation) a été d'une telle ampleur qu'ils ont développé des lignées propres aux montagnes, au Haut Plateau et aux terres tropicales basses, avec même des lignées spécifiques aux forêts d'arbres à feuilles caduques et celles à feuilles persistantes. Leur pénétration dans la ZTM est très ancienne et date probablement d'avant le Miocène comme dans le cas des éléments d'origine néotropicale. Pour ces raisons, l'analyse biogéographique et phylétique doit se faire par lignées ou groupes d'espèces.

Tableau 7. Affinités biogéographiques des Scarabaeinae présents dans la ZTM (tableau établi à partir de nos données et des travaux de Zunino & Halfpeter 1988, Arriaga 2010, Arriaga *et al.* 2012, Marchisio & Zunino 2012, Röss *et al.* 2012, Barragán *et al.* 2014).

SCARABAEINAE	
Espèces	Affinité biogéographique
<i>Copris armatus</i> Harold 1869	Mésoaméricain de montagne
<i>Onthophagus hippopotamus</i> Harold 1869	Paléoaméricain - Montagne
<i>Onthophagus mexicanus</i> Bates 1887	Paléoaméricain - Haut Plateau
<i>Onthophagus halfpeteri</i> Zunino 1981	Paléoaméricain - Montagne
<i>Onthophagus aureofuscus</i> Bates 1887	Paléoaméricain - Montagne
<i>Onthophagus bolivari</i> Moctezuma, Rossini and Zunino nov. sp.([†])	Paléoaméricain - Montagne-
<i>Onthophagus chevrolati chevrolati</i> Harold 1869	Paléoaméricain - Montagne
<i>Onthophagus lecontei</i> Harold 1871	Paléoaméricain - Haut Plateau
<i>Onthophagus incensus</i> Say 1835	Mésoaméricain de montagne([*])
<i>Onthophagus durangoensis</i> Balthasar 1939	Pas d'information
<i>Phanaeus amethystinus amethystinus</i> Harold 1863	Mésoaméricain de montagne
<i>Phanaeus quadridens quadridens</i> Say 1835	Haut Plateau Mexicain

([†]) Moctezuma, Rossini and Zunino 2015 (dans Arriaga *et al.*, en révision)

(^{*}) Paléo-américain tropical (selon Röss *et al.* 2012); Méso-américain de montagne (selon Barragán *et al.* 2014)

Le Tableau 7 rassemble les espèces de Scarabaeinae échantillonnées dans le cadre de notre étude, auxquelles on a rajouté les espèces présentes dans l'ensemble du paysage constitué

par les quatre volcans échantillonnés et trouvées très récemment à proximité par d'autres auteurs (Moctezuma 2014, Huerta 2015). De façon similaire à notre présentation des Aphodiinae, nous présenterons les cartes de la distribution connue de ces Scarabaeinae et les tracés individualisés correspondant (quand l'information le permet) (Figs. 41 à 49).

Les informations sur la biologie, l'origine et la distribution ne concerneront que les espèces que nous avons trouvées dans notre échantillonnage, car ce sont celles pour lesquelles on possède le plus d'observations.

6.3.2.1. Genre *Copris* Geoffroy, 1762

Parmi les Coprini, seul le genre *Copris* est présent en Amérique (Matthews 1976 ; Halffter 1974 ; Halffter & Edmonds 1982). Ce genre est bien diversifié en Amérique du Nord, principalement dans la ZTM ; vers le sud il atteint l'Equateur (Matthews 1962 ; Hanski & Cambefort 1991). Ce genre, qui regroupe des bousiers fouisseurs de moyenne et grande taille (Hanski & Cambefort 1991), comprend actuellement 182 espèces, dont 24 américaines (Marchisio & Zunino 2012). Il est parvenu en Amérique avant ou pendant le Cénozoïque moyen (López-Guerrero *et al.* 2009).

***Copris armatus* Harold 1869** : Cette espèce appartient au groupe *armatus*. Selon Marchisio & Zunino (2012), sa distribution répond aux caractéristiques géographiques et écologiques du patron Méso-américain de montagne. Selon Matthews (1961), cette espèce est à la base (phylogénétique) d'un complexe de sept espèces (comprenant donc *C. armatus*) que l'on trouve dans la ZTM et au Panamá aux altitudes moyennes à hautes. Au cours de notre étude, nous avons trouvé *C. armatus* à la Sierra Negra et à la Malinche. A la Sierra Negra l'espèce est très rare, toujours dans la forêt de *Juniperus* à 2800 mètres d'altitude, en juin et août, du côté Ouest de la montagne (versant sec). A la Malinche, l'espèce est plus abondante. Elle a été capturée entre juin et août, dans les alpages, les zones de buissons et dans la forêt de pins. Nous l'avons piégée sur les deux versants de la montagne (au vent et sous le vent), entre 2700 et 3100 mètres d'altitude. L'espèce a été également collectée au Cofre de Perote à 2400 mètres par Lobo & Halffter (2000), mais nous-mêmes nous ne l'avons pas trouvée au cours de nos échantillonnages de cette montagne. Cette espèce présente un dimorphisme sexuel entre les nymphes (Martínez & Lumaret 2003).

6.3.2.2. Tribu des Phanaeini Hope, 1838

L'ancêtre commun des Phanaeini n'est pas connu avec certitude. Les Phanaeines ont probablement évolué en Amérique du Sud après la séparation de l'Afrique au Mésozoïque (Philips *et al.* 2004 ; Zunino 2013). Les premiers représentants des *Phanaeus sensu stricto* sont arrivés en Mésoamérique pendant le Miocène (23-25 MA), quand la diversification phytogéographique de l'Amérique centrale et du Mexique a commencé (Edmonds 1994). Dans les zones les plus basses que nous avons échantillonnées, nous n'avons rencontré que deux espèces de *Phanaeus*. La tribu des Phanaeini est entièrement néotropicale avec une large distribution en Amérique. Néanmoins, le genre *Phanaeus* (et en particulier le sous-genre *Phanaeus* auquel appartiennent ces deux espèces) présente une diversification et une spéciation maximales dans la ZTM, principalement au Mexique.

***Phanaeus amethystinus amethystinus* Harold 1863** - Le groupe *amethystinus*, comme le groupe *quadridens* (ci-après) s'est diversifié dans les habitats montagnards du centre de l'Amérique. Cette espèce est présente dans les milieux ouverts proches des forêts dans les montagnes du Chiapas, Sierra Madre del Sur (Guerrero), l'est de l'Etat d'Oaxaca, Sierra Madre Oriental (Etat de Veracruz), nord d'Hidalgo et l'est de San Luis Potosi. Selon Edmonds (1994), cette espèce se rencontre entre 1000 et 2200 mètres d'altitude, généralement au-dessus de 1500 mètres. Nous l'avons trouvée à 2700 mètres au Pico de Orizaba, sur le versant humide (au vent) du volcan dans une prairie en bordure d'une forêt d'*Alnus* sp.

***Phanaeus quadridens quadridens* Say 1835** - Cette espèce suit le patron de dispersion du Haut Plateau Mexicain (origine néotropicale avec distribution sur le Haut Plateau). Cette espèce diffère donc par son origine des éléments paléo-américains du Haut Plateau, et de la sorte ses relations phylogénétiques sont complètement différentes. C'est le Scarabaeinae fouisseur le plus gros. Il est relativement abondant dans les prairies, pelouses et autres formations ouvertes sur le Haut Plateau. Néanmoins, dans notre zone d'étude nous l'avons trouvé à 2600 mètres d'altitude à la Malinche, dans une zone de pelouse. Même si c'est une espèce typique du Haut Plateau, elle est capable de remonter en altitude lorsque les caractéristiques stationnelles le permettent, en particulier si des ressources alimentaires sont abondantes du fait de la présence de bétail.

6.3.2.3. Genre *Onthophagus* Latreille 1802

Les espèces de ce genre distribuées dans la ZTM ont une répartition qui correspond à un patron Paléo-américain caractéristique des organismes ayant leur origine dans l'Ancien Monde. Il est probable que la pénétration de ces éléments s'est produite avant le Miocène, période au cours de laquelle une orogénie active a conduit à l'élévation du plateau mexicain et le développement du SVT (qui sera complètement mis en place un peu plus tard) et des grandes chaînes de montagnes. Ces éléments orogéniques confortent l'hypothèse que les espèces de ce genre présentes au Mexique répondent à un modèle de distribution Paléo-américain. Parmi les *Onthophagus* américains, le groupe *chevrolati* est l'un des groupes les mieux représentés. On peut lui rattacher trois espèces parmi celles que nous avons échantillonnées : *O. hippopotamus*, *O. halffteri* et *O. chevrolati chevrolati*. Le groupe *mexicanus* (dont fait partie *O. mexicanus*) est le groupe qui présente la plus grande affinité avec le groupe *chevrolati*.

Groupe *chevrolati* : des évidences morphologiques soutiennent l'origine commune du même tronc ancestral asiatique des groupes *chevrolati* et *mexicanus* (Zunino & Halffter 1988). Cependant, ces deux groupes ont des tendances biogéographiques différentes. Le groupe *chevrolati* a quelques représentants aux États-Unis, en particulier dans le Sud-Ouest, mais la répartition géographique la plus représentative de ce groupe est son remarquable succès dans les montagnes de la ZTM, y compris le sud du SVT.

Groupe *mexicanus* : Ce groupe est représenté par quelques espèces aux États-Unis, surtout dans la partie Est, et aussi dans la ZTM (par exemple *O. guatemalensis*) avec des espèces sur le Haut Plateau (Altiplano Mexicano).

***Onthophagus hippopotamus* Harold 1869** - Cette espèce est distribuée dans les montagnes de la partie centrale du SVT (Zunino & Halffter 2007). C'est une espèce d'altitude que l'on trouve dans les clairières au milieu des forêts de conifères ou même à l'intérieur des forêts, en particulier si celles-ci sont en peuplement peu dense et à basse altitude (Michoacán). Selon Zunino & Halffter (1988), la distribution altitudinale de cette espèce s'étend de 2200 m au Michoacán (V. et G. Halffter collecteurs 1967) et jusqu'à 4050 m sur les pentes du Volcan Popocatepetl (l'altitude est à reconfirmer car il s'agissait d'un seul individu collecté par A. Barrera, 1967). Dans notre zone d'étude nous avons collecté *O. hippopotamus* dans les quatre montagnes échantillonnées (Cofre de Perote, Sierra Negra, Pico de Orizaba et Malinche) entre juin et août, jusqu'à 3400 mètres d'altitude sur la Sierra Negra. Il est probable qu'on devrait la retrouver plus haut encore, en particulier parce qu'il y a des pelouses et quelques cultures beaucoup plus haut en altitude, avec quelques animaux domestiques. Cette espèce est considérée comme celle qui, en Amérique du Nord et en Amérique centrale, atteint les altitudes les plus élevées, non seulement parmi les *Onthophagus* mais aussi parmi les Scarabaeinae (Zunino & Halffter 1988). L'espèce est commune à 3000 m dans les villages et les montagnes près de la ville de Mexico. Voisine de *O. coproides* (qui fait partie elle aussi du sous-groupe *hippopotamus*), cette espèce pholéophile se trouve dans les nids des gauphres à poche (Geomyidae) dans l'État de Mexico, plus particulièrement dans les nids de *Cratogeomys merriami*, mais on la trouve aussi dans les nids de *Thomomys umbrinus* à Tlaxcala,

Puebla et Veracruz. Il est possible également de la trouver dans les nids d'autres Geomyidae dans le Michoacán (Zunino & Halffter 1988).

***Onthophagus bolivari* Moctezuma, Rossini & Zunino 2015 (manuscrit soumis).** - Cette espèce a été capturée à La Malinche entre juillet et août, à 2800 et 3100 mètres. L'échantillonnage a été effectué avec des pièges, mais on l'a trouvée aussi dans des crottins de brebis. Cette espèce a également été piégée par Moctezuma (2014) à El Pinal, qui est le volcan voisin de La Malinche.

***Onthophagus mexicanus* Bates 1887** - Cette espèce du groupe *mexicanus* présente un patron de distribution typiquement Paléo-américain du Haut Plateau. Elle est largement distribuée dans le sud et l'est du Haut Plateau, à Oaxaca et sur les contreforts du SVT. Bien que caractéristique du Haut Plateau, on la rencontre aussi dans les massifs montagneux. Au cours de notre échantillonnage, nous l'avons récoltée entre 2600 et 2900 mètres à La Malinche. Les piégeages ont permis de la capturer entre juin et août, toujours du côté Est (proche du Haut Plateau) de la montagne.

***Onthophagus halffteri* Zunino 1981** – Cette espèce, décrite à l'origine à partir d'un seul individu (Zunino 1981), a été retrouvée à Mazatepec, Veracruz par Huerta (2015) dans des nids de gauphres à poche, à une altitude de 2000 mètres. Cette espèce est rattachée au groupe *chevrolati*, avec un patron de distribution Paléo-américain de montagne.

***Onthophagus aerofuscus* Bates 1887** - La distribution connue de cette espèce est très intéressante. Toutes les captures correspondent à des altitudes élevées. Dans notre zone d'étude, nous l'avons trouvée dès 2700 (Cofre de Perote et Pico de Orizaba) jusqu'à 3400 mètres (Pico de Orizaba). Pour ces deux montagnes, on l'a toujours trouvée uniquement sur les versants sous le vent (Ouest), entre juin et août. La localité typique correspond à une zone montagneuse au nord d'Oaxaca. C'est une espèce avec un patron de distribution Paléo-américain de montagne.

***Onthophagus chevrolati chevrolati* Harold 1869** – Il s'agit d'une espèce dont le patron de distribution est de type paléo-américain de montagne. Avec une distribution altitudinale comprise entre 1600 m et jusqu'à 3800 mètres, elle est caractéristique et très abondante dans tout le SVT, mais on la retrouve aussi dans plusieurs massifs montagneux au sud du Haut Plateau et dans le nord du système montagneux entre Puebla et Oaxaca. Dans notre étude, nous l'avons trouvée dès 2700 et jusqu'à 3500 mètres sur les quatre volcans échantillonnés (Cofre de Perote, Malinche, Pico de Orizaba et Sierra Negra). L'espèce est également très abondante sur le Haut Plateau (Arriaga *et al.* 2012).

***Onthophagus lecontei* Harold 1871** - Appartenant au groupe *landolti* qui présente sa plus grande diversité d'espèces en Amérique du Nord, *O. lecontei* a une très large distribution sur le Haut Plateau (patron de distribution de type Paléo-américain du Haut Plateau), avec une distribution du sud du Haut Plateau jusqu'à Durango, San Luis Potosí et Nuevo León. On l'a également trouvée à Oaxaca. Nous avons cependant capturé cette espèce à des altitudes supérieures à celles du Haut Plateau, entre 2700 et 2900 mètres à la Malinche et Cofre de Perote.

6.3.2.4. Etablissement des cartes de distribution des Scarabaeinae et calcul des tracés (tracks) individuels.

La distribution de Scarabaeinae au Mexique est mieux connue que celle des Aphodiinae. De nombreuses données de présence sont disponibles (CONABIO, projet JM032). Néanmoins, certaines demandent confirmation car la base du CONABIO rassemble également les données d'amateurs et d'étudiants. C'est la raison pour laquelle certaines données n'ont pas été prises en compte, particulièrement dans le cas de *C. bolivari*, *H. ruffoclavatus*, *O. nebularum* et *O. sallei*, pour lesquelles l'origine des données de distribution dans la péninsule de Baja California mériteraient confirmation.

Nous présentons ci-après les cartes de distribution des espèces rencontrées lors de notre échantillonnage, ainsi que leurs tracks individualisés. Les tracés généralisés sont en cours de préparation et analyse et ne seront développés que par la suite, dans une publication à venir.

Copris armatus – Cette espèce est distribuée dans toute la ZTM, le sud de la Sierra Madre Oriental et la Sierra Madre del Sur et du Chiapas, ainsi que dans le Haut Plateau (Fig. 41 a). A partir de l'allure de son tracé individualisé (Fig. 41 b) et son affinité biogéographique, on constate que cette espèce suit les chaînes montagneuses et arrive du sud du pays, en restant toujours dans des sites d'altitude moyenne et élevée.

Phanaeus amethystinus amethystinus – Cette espèce a une distribution qui va de la Sierra Madre Oriental, passe par la Sierra Madre del Sur jusqu'à la Sierra de Chiapas (Fig. 42a). D'après son tracé individualisé, elle suit toutes les cordillères du côté est du pays, arrivant même jusque vers la côte du Golfe du Mexique dans l'Etat de Veracruz, à plus basse altitude au Chiapas (Fig. 42b).

Phanaeus quadridens quadridens – A la différence de *P. amethystinus amethystinus*, cette espèce est plutôt distribuée dans la partie centrale et nord du pays, depuis la région comprise entre le SVT et la Sierra Madre del Sur, jusqu'au nord du pays en suivant la Sierra Madre Occidentale ; l'espèce est également très commune sur le Haut Plateau (Fig. 43a). Si on compare son tracé généralisé (Fig. 43b) avec celui de *P. amethystinus amethystinus*, celui de *P. quadridens quadridens* apparaît comme complémentaire car ce dernier prend la partie occidentale du pays jusqu'au SVT, en incluant le Haut Plateau, tandis que la première prend la cordillère Orientale en descendant jusqu'au Chiapas (Figs. 42b, 43b).

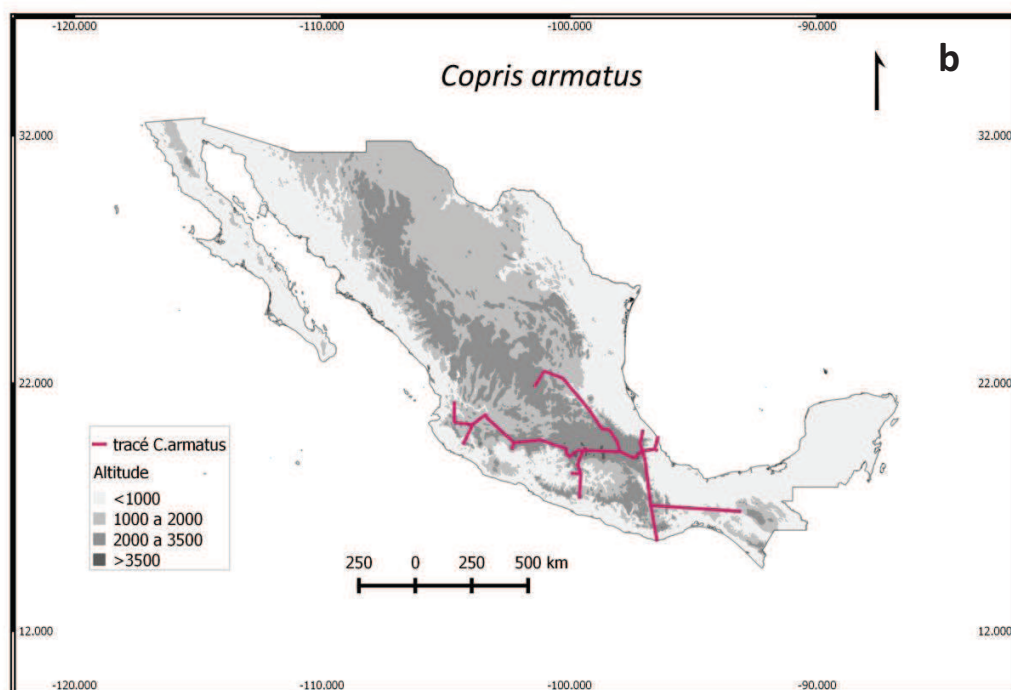
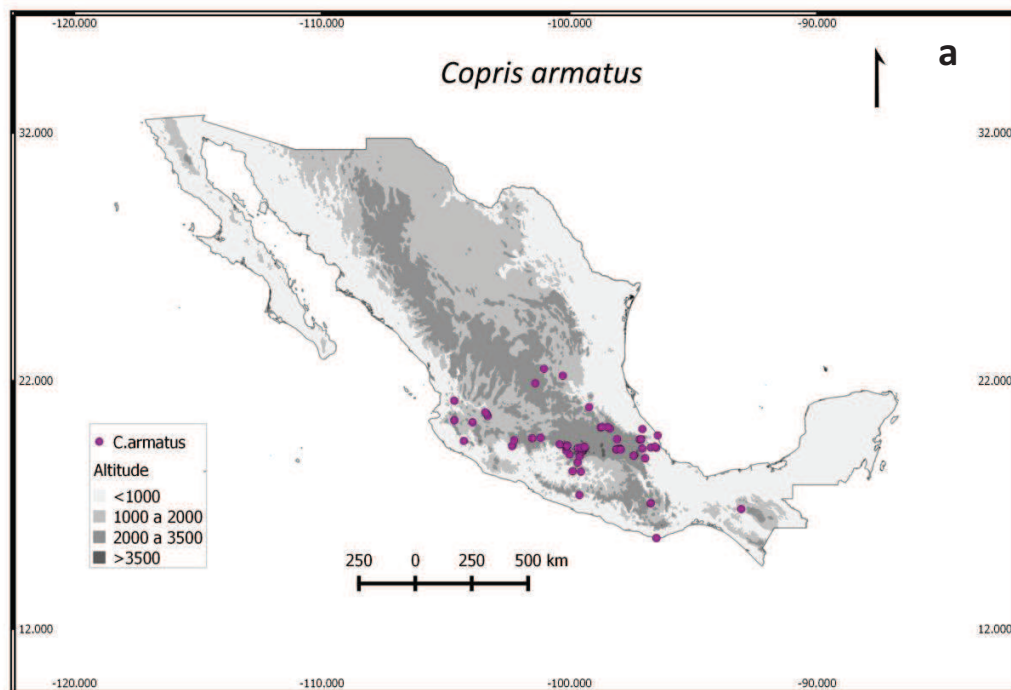


Figure 41. *C. armatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

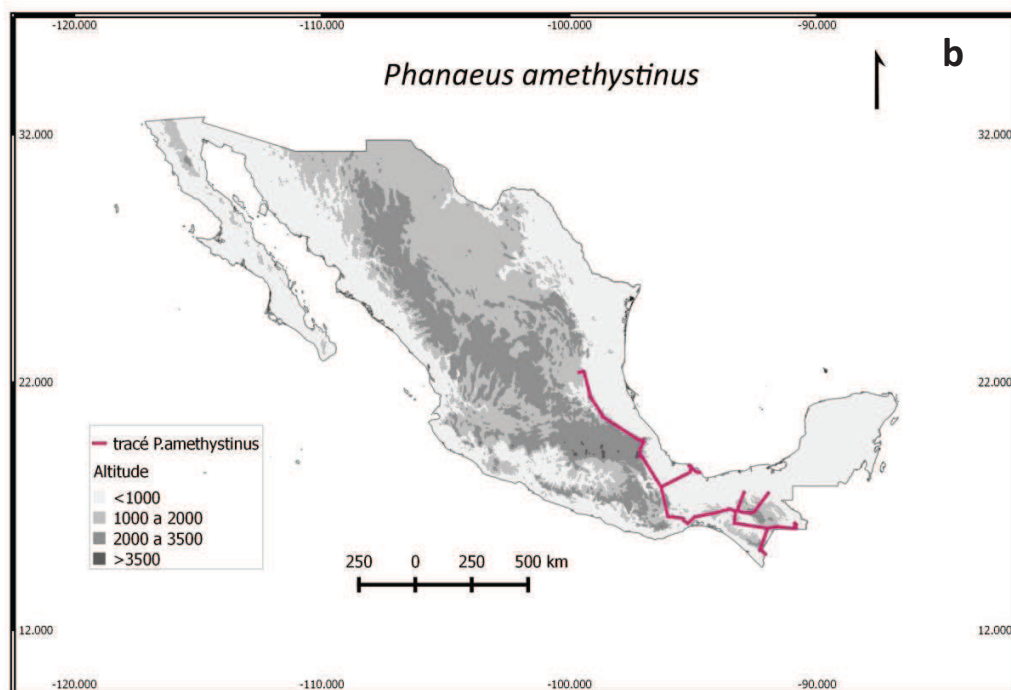
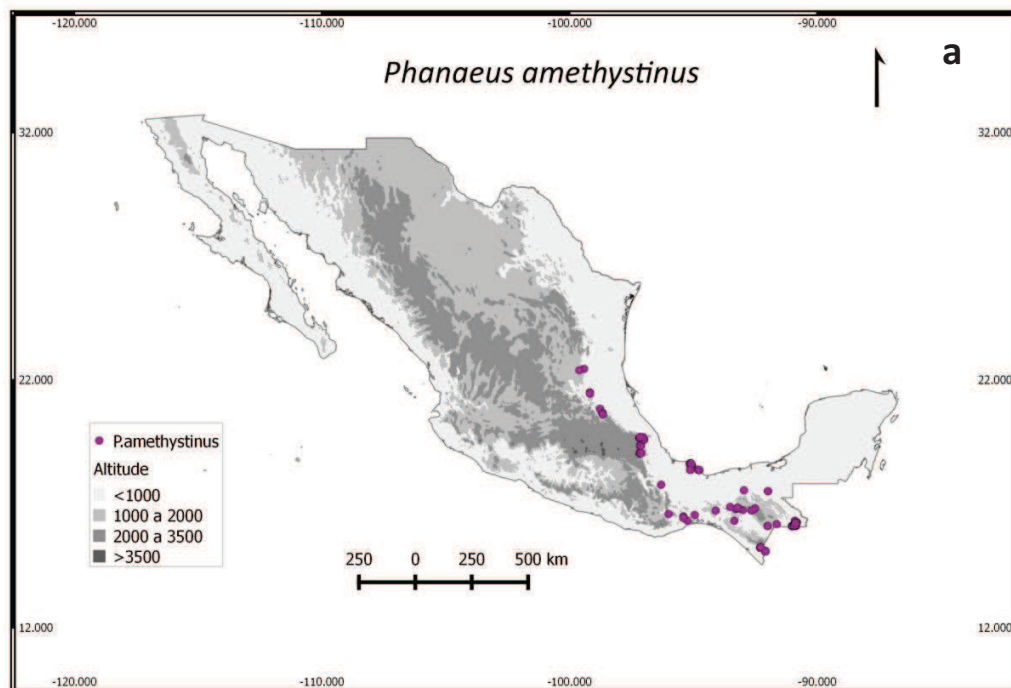


Figure 42. *P. amethystinus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

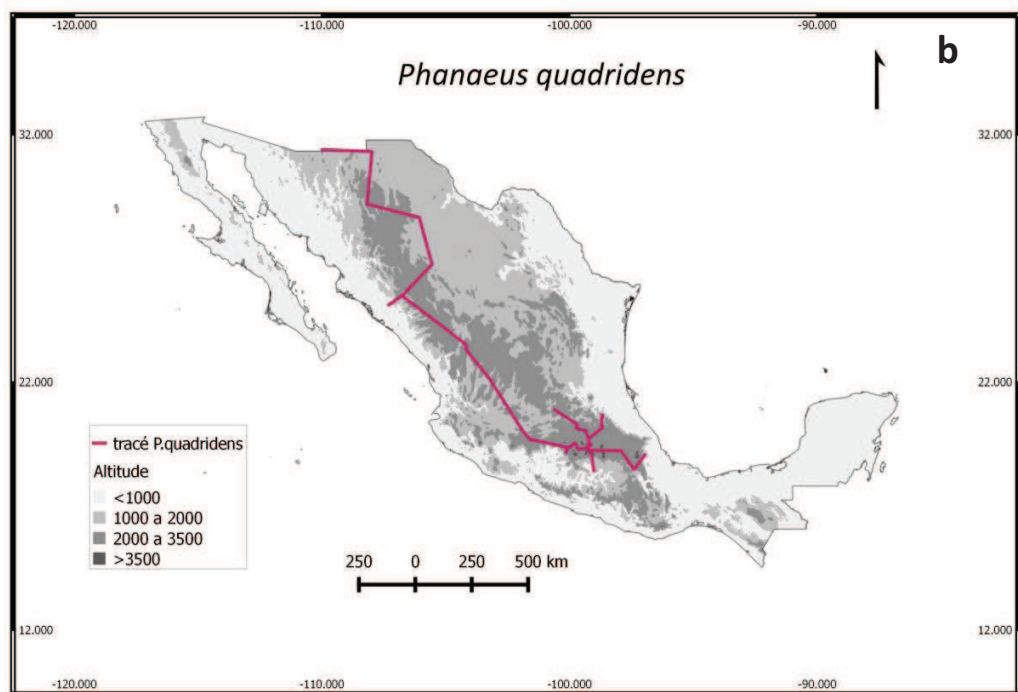
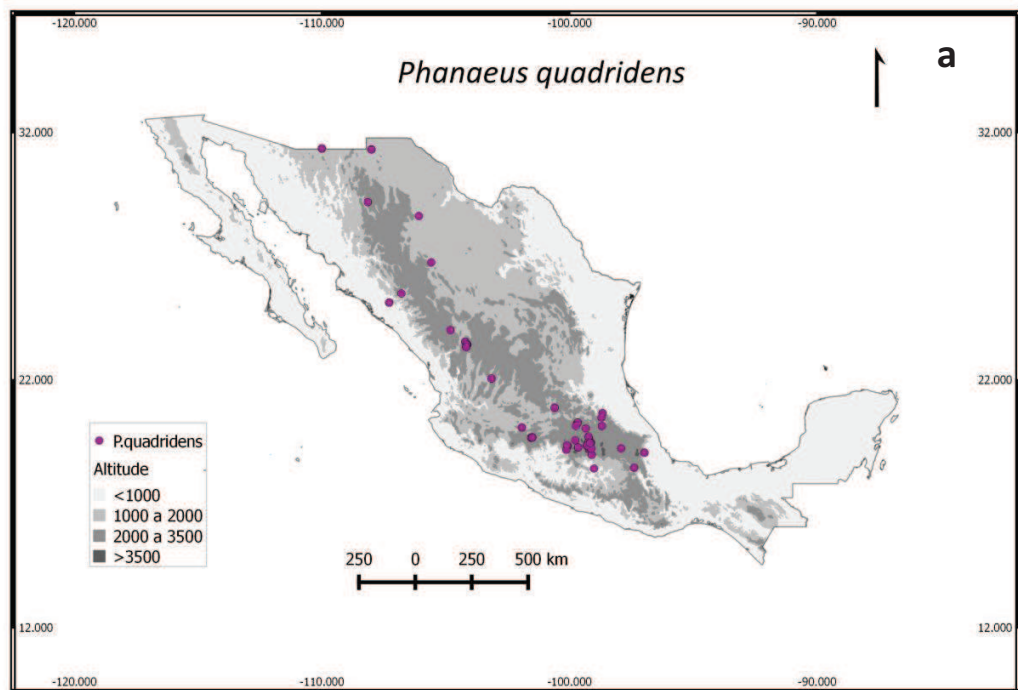


Figure 43. *P.quadridens* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

Onthophagus hippopotamus – Selon nos données, associées à celles issues de la base de données du CONABIO, il s’agit d’une espèce distribuée dans le SVT, plus particulièrement dans sa partie centrale et est (Fig. 44). La localité du Michoacán n’est pas incluse car on ne dispose pas de ses coordonnées précises ; cela signifierait cependant qu’elle se trouve aussi dans la Sierra Madre del Sur. L’ensemble des données disponibles ne permet pas de réaliser une carte de son tracé individualisé. On peut seulement dire que c’est une espèce qui préfère les altitudes moyennes et élevées.

Onthophagus bolivari - Cette espèce vient d’être décrite (Arriaga *et al.* en révision ; voir la partie de la thèse 7.4.1). Nous ne disposons que des localisations de La Malinche et d’El Pinal où l’espèce a été collectée (Fig. 45). Il n’y a pas assez des données pour réaliser un tracé.

Onthophagus mexicanus – Cette espèce est distribuée sur le Haut Plateau, le SVT, les Sierras Madre Oriental, Occidental et du Sud (Fig. 46a). Bien qu’il s’agisse d’une espèce typique du Haut Plateau (Altiplano Mexicano), elle se trouve aussi dans les massifs montagneux entourant les plateaux élevés, à des altitudes moyennes. Son tracé (Fig. 46b) montre qu’elle suit les contours du Haut Plateau, en pénétrant dans les chaînes montagneuses.

Onthophagus aerofuscus – L’espèce est distribuée dans le SVT, les Sierras Madre Oriental, Occidental et du Sud, avec quelques points de présence dans les plaines qui bordent le Golfe du Mexique, dans l’Etat de Veracruz (Fig. 47a). Comme son track le montre (Fig. 47b), *O. aerofuscus* est censée être une espèce de montagne qui suit les chaînes montagneuses à partir du SVT. C’est pourquoi les données de Veracruz sont un peu curieuses et une confirmation sur l’origine de celles-ci est nécessaire. La publication finale de la base de données CONABIO (projet JM032) pourra confirmer ou infirmer ces données.

Onthophagus chevrolati – L’espèce est distribuée dans le SVT, la Sierra Madre Occidental et le sud du Haut Plateau Mexicain (Fig. 48a). L’établissement de son tracé (Fig. 48 b) montre qu’elle suit les chaînes montagneuses. Les données de présence de cette espèce ne sont pas très claires, dans la mesure où il existe des sous-espèces. Selon les cas, les auteurs donnent les localités d’*O. chevrolati chevrolati* ou d’*O. chevrolati retusus*, mais parfois les données se réfèrent seulement à *O. chevrolati*, sans autre précision. Dans nos sites inventoriés nous avons trouvé seulement *O. chevrolati chevrolati*, tandis que dans le Haut Plateau et El Pinal, on trouve principalement *O. chevrolati retusus*. Le tracé figuré (Fig. 48b) intègre les données des deux sous-espèces.

Onthophagus lecontei – L’espèce a une distribution semblable à celle d’*O. chevrolati*. On l’a trouvée principalement dans la partie est du SVT (peut-être du fait d’une pression d’échantillonnage plus intense), à la Sierra Madre Occidental et du Sud, et dans le Haut Plateau (Fig. 49a). Son tracé individualisé montre qu’elle suit les chaînes de montagnes et le Haut Plateau (Fig. 49b).

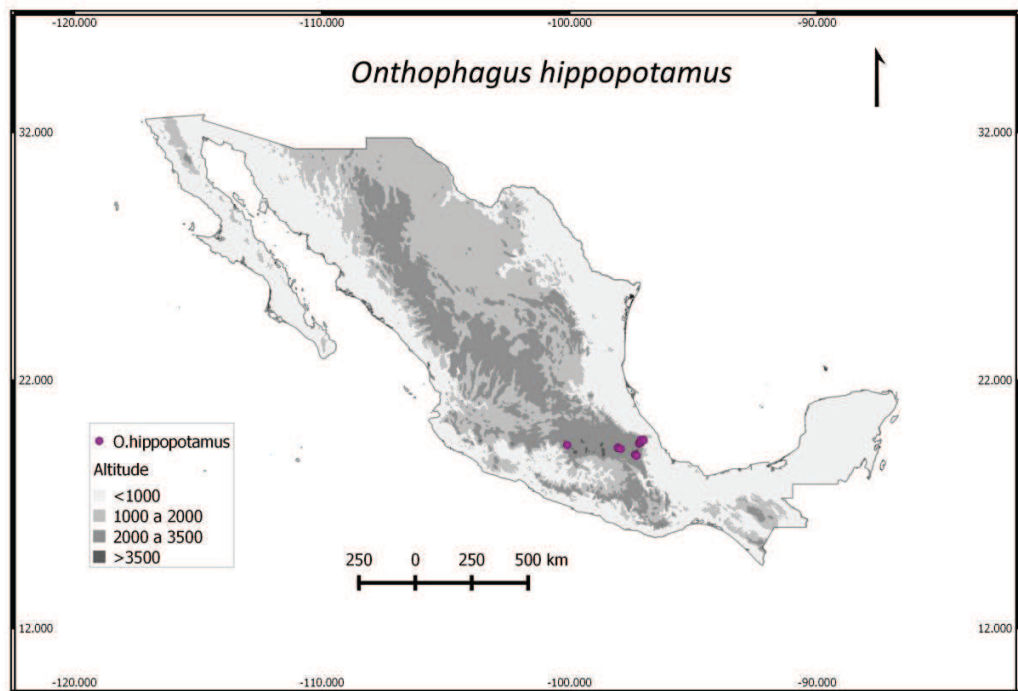


Figure 44. Carte de la distribution connue d'*O. hippopotamus*.

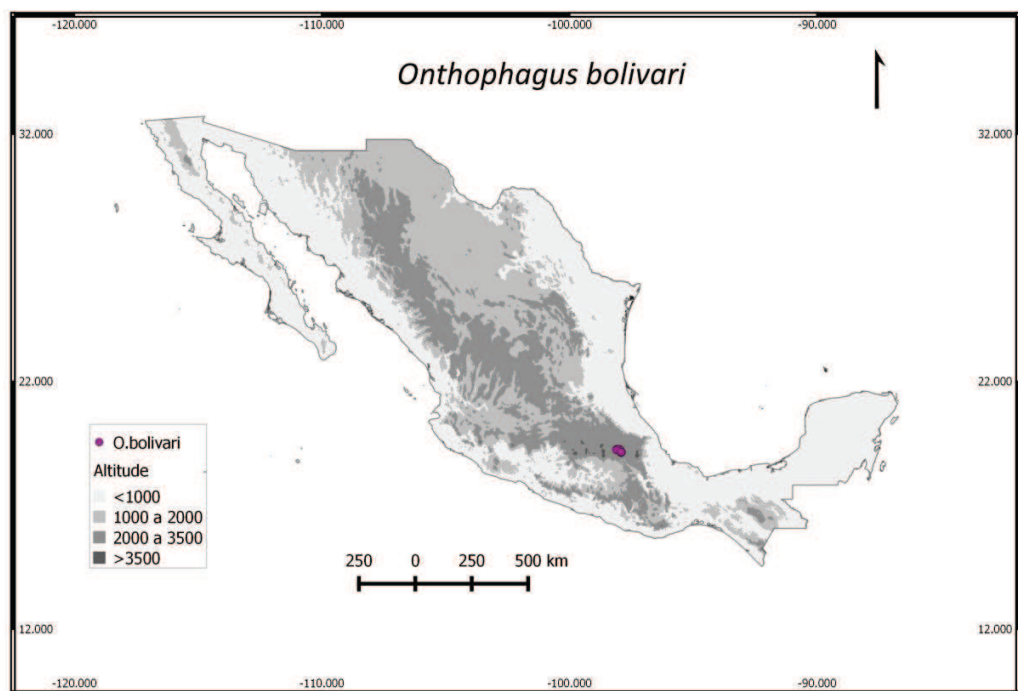


Figure 45. Carte de la distribution connue d'*O. bolivari*.

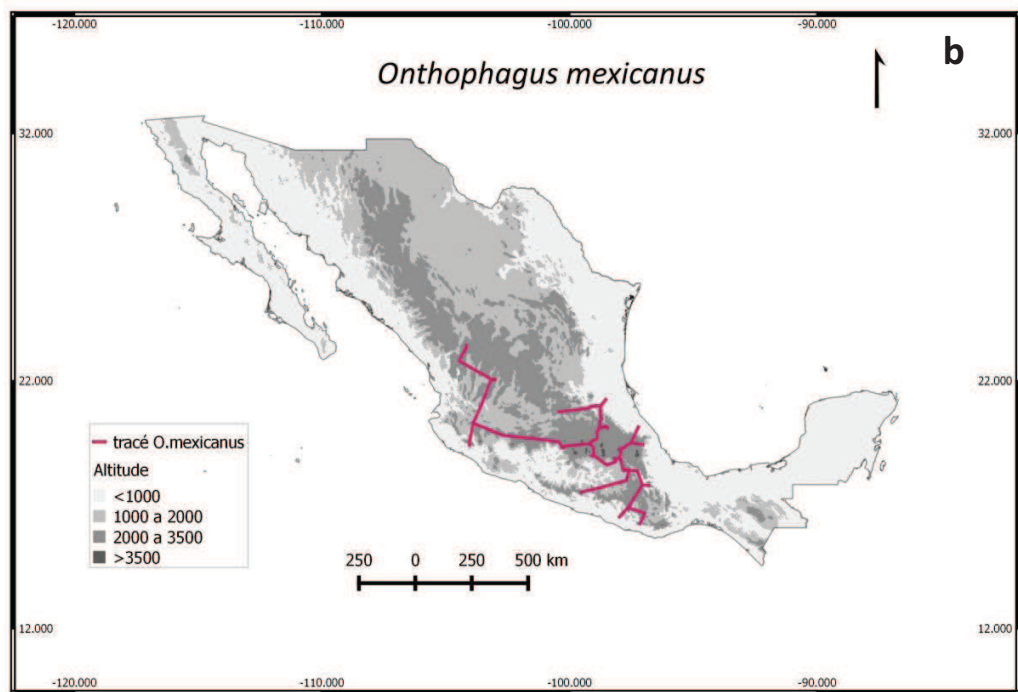
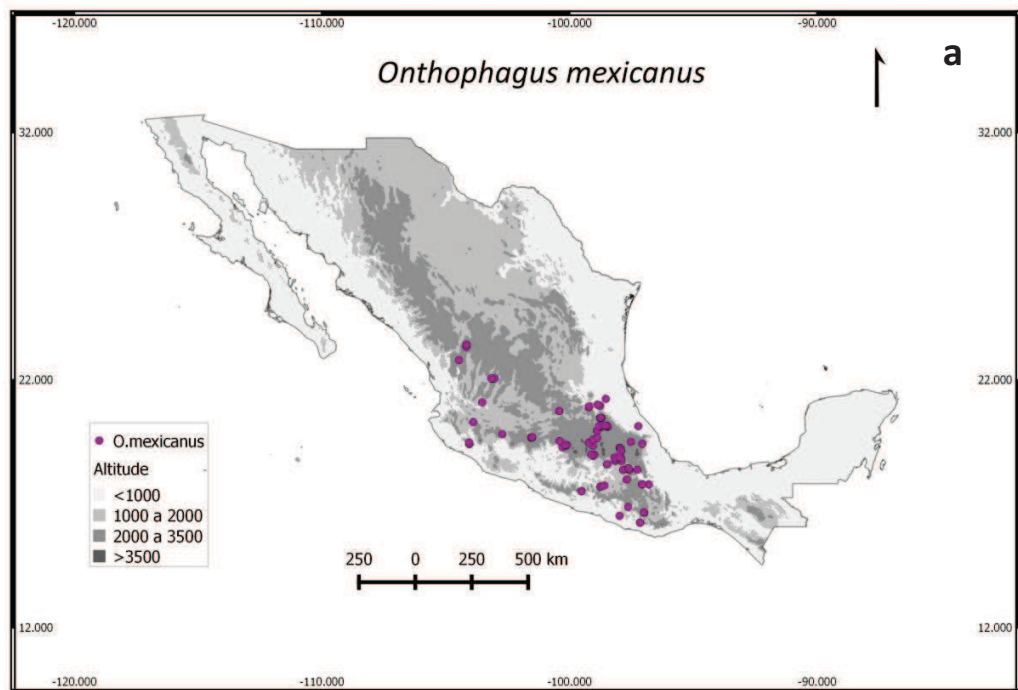


Figure 46. *O. mexicanus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

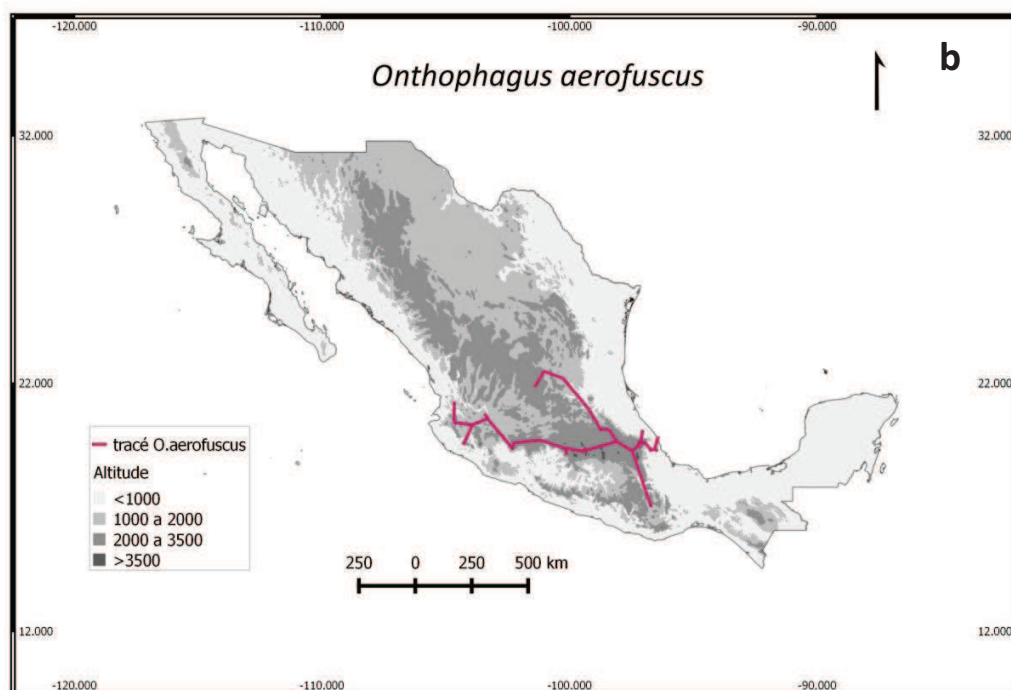
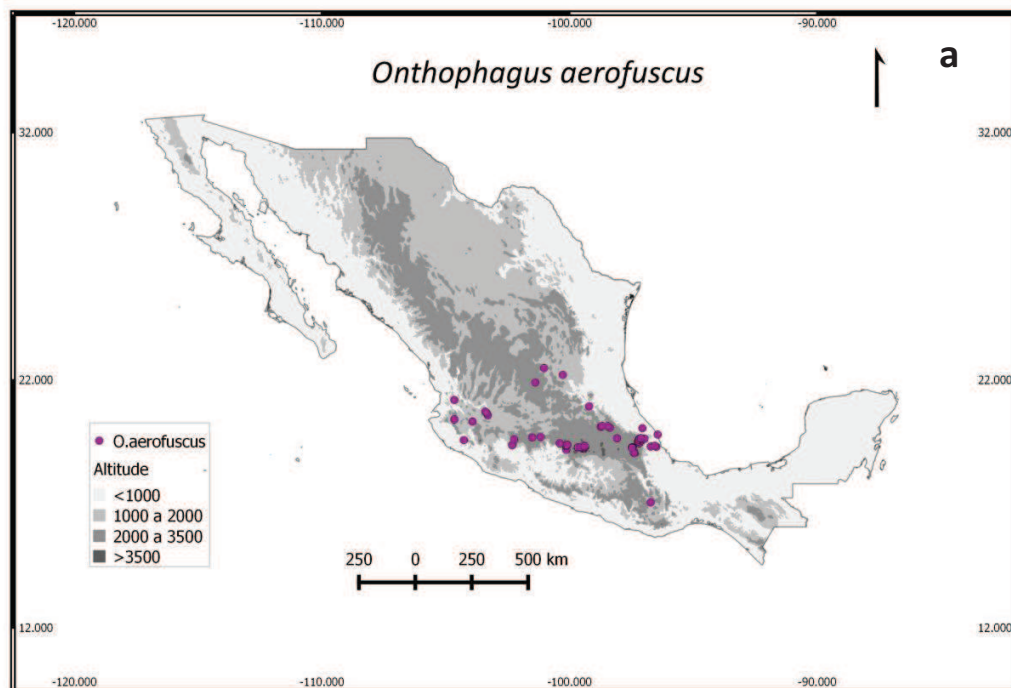


Figure 47. *O. aerofuscus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

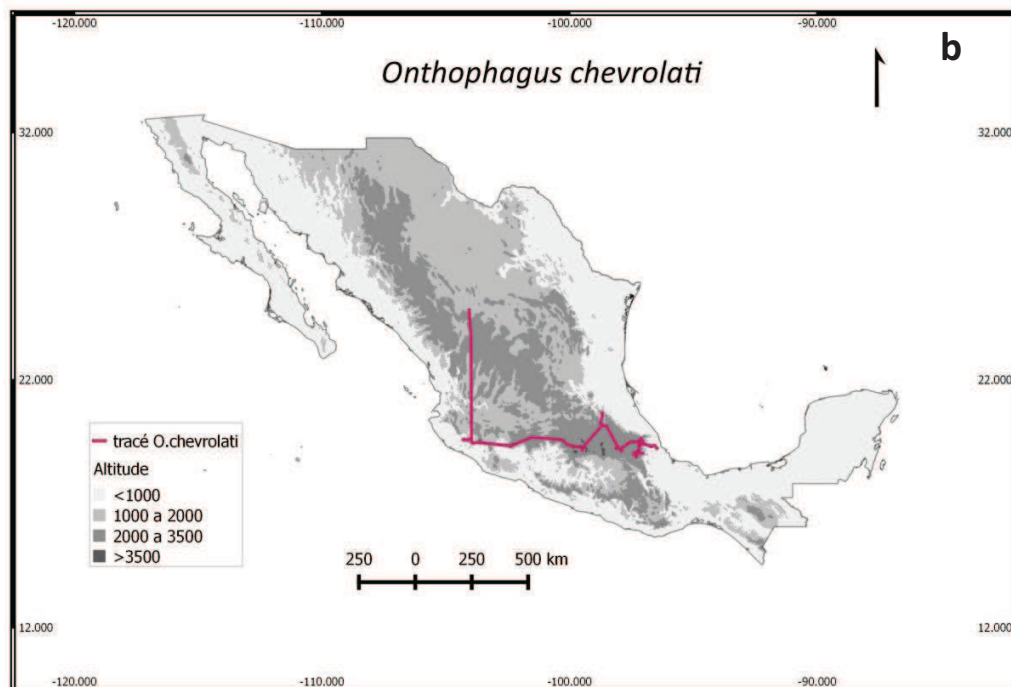
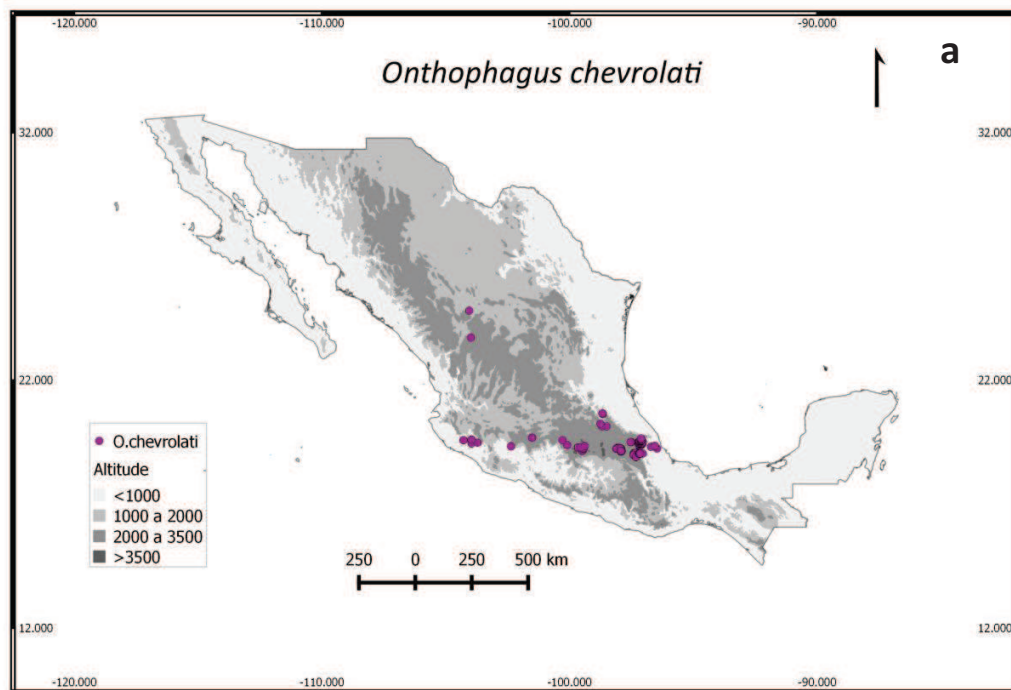


Figure 48. *O. chevrolati* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

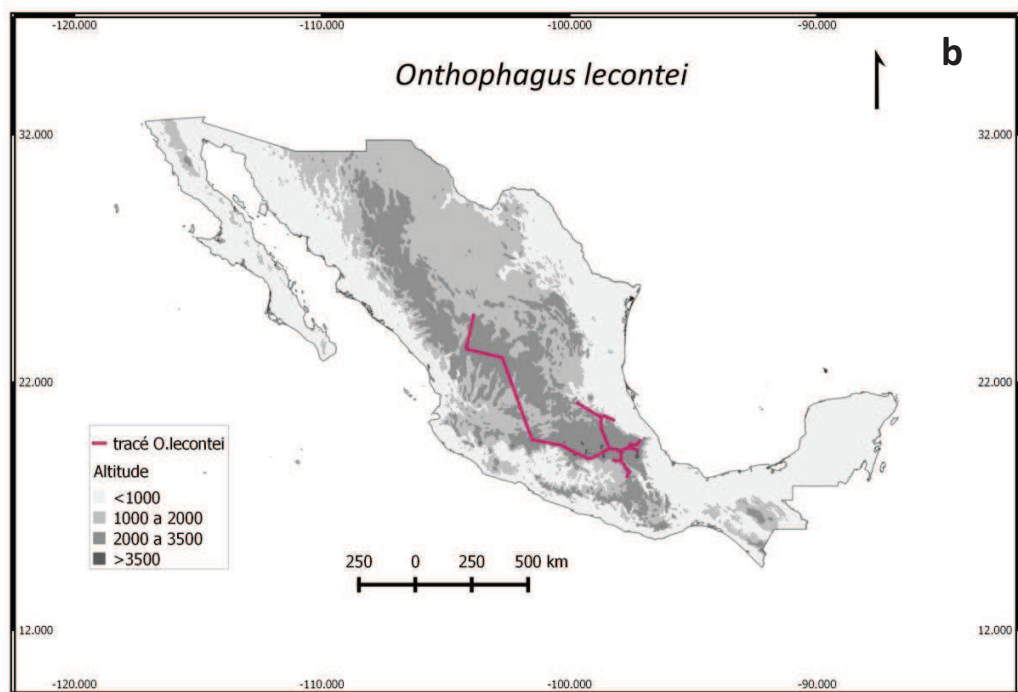
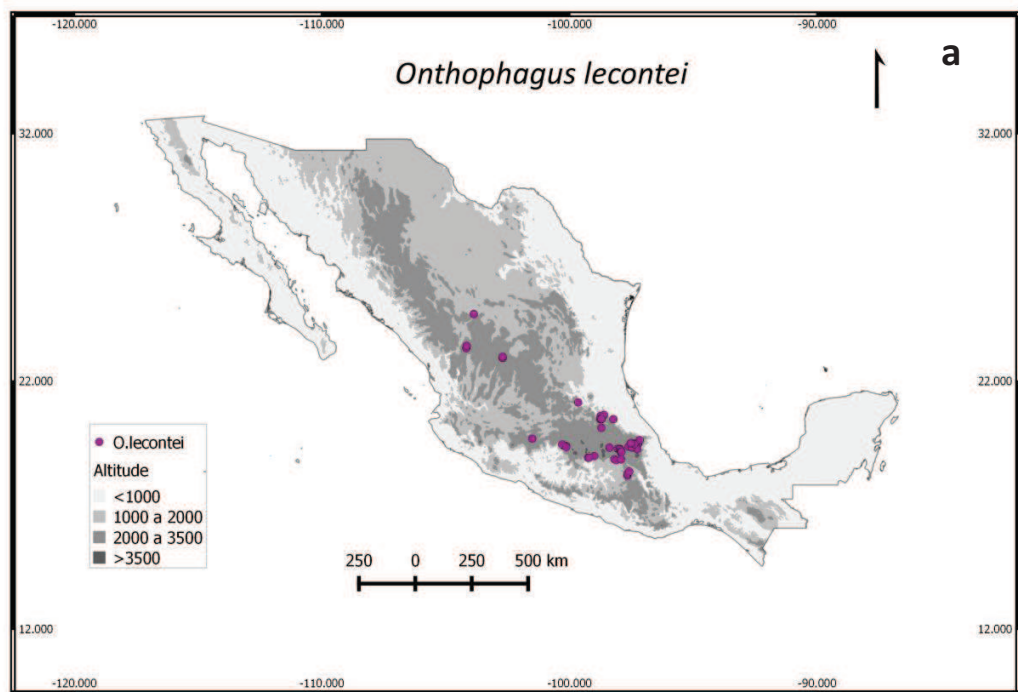


Figure 49. *O. lecontei* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé obtenu.

6.3.3 Les Geotrupinae

Comme point de départ de l'analyse des Geotrupinae copro-nécrophages, nous sommes partis de la révision monographique de Howden (1955) qui a utilisé la même nomenclature que celle qui avait cours depuis le début du XIX^{ème} siècle, divisant la sous-famille des Geotrupinae en trois tribus : Bolboceratini, Geotrupini et Lethrini. Plus tard Howden et Martínez (1963) ont créé la tribu des Athyreini pour rassembler des genres auparavant classés parmi les Bolboceratini.

Halffter et Martínez (1962 avaient dans le même temps révisé le genre *Ceratotrupes* Jekel, décrivant une nouvelle espèce, établissent une synonymie, et analysant la distribution géographique du genre. Puis Howden (1964) a publié une monographie des Geotrupinae de l'Amérique du Nord et de l'Amérique centrale, et en 1980 une actualisation des clés d'identification des Geotrupini (comme on appelle les Geotrupinae copro-nécrophages dans cette thèse). L'approche de Howden (1955) a été suivie par de nombreux auteurs jusqu'aux travaux de Zunino (1984).

La famille des Geotrupidae inclut les sous-familles suivantes : Taurocerastinae (Patagonie sub-antarctique), Lethrinae (principalement paléarctique), Bolboceratinae (principalement pantropical et austral) et Geotrupinae (principalement holarctique). Selon cette classification, la sous-famille des Geotrupinae inclut trois tribus : les Chromogeotrupini (principalement Est-asiatique mais avec un genre méditerranéen), les Geotrupini (principalement paléarctique, avec quelques représentants dans le sud-ouest de l'Amérique du Nord et un genre amphi-atlantique) et les Ceratotruperini (est de la région néarctique et de la ZTM). Les tribus Chromogeotrupini et Ceratotruperini ont été créées par Zunino (1984).

La tribu des Geotrupini a une représentation très faible en Amérique. Le genre *Ceratophyus* est constitué par un ensemble d'espèces distribuées depuis la partie centrale de la Chine jusqu'à la zone bético-maghrébine, avec une espèce aux Etats-Unis. Dans la même tribu, on trouve aussi le genre *Megatrupes* Zunino qui est représenté par deux espèces dans la Sierra Madre Occidental et la partie occidentale du SVT. A différence de la tribu des Geotrupini, les Ceratotruperini sont plus largement distribués et mieux représentés dans la ZTM (avec des espèces jusqu'au Salvador et aux Etats-Unis). Ces géotrupides montrent différences très marquées entre les Etats-Unis et le Canada d'une part et la ZTM d'autre part, et ne partagent pas d'espèces. Ce phénomène, déjà signalé par Howden (1964), a été souligné par le traitement taxonomique de Zunino (1984).

La base des données sur les Geotrupinae du Mexique (GEOMEX) a été développée par Trotta-Moreau *et al.* (2008) pour compiler toute l'information disponible dans la littérature et les collections scientifiques. En complément de ce travail qui a permis de mettre à disposition les données sur cette sous-famille, la base du CONABIO (projet JM032), qui est en cours d'élaboration, permet de rajouter d'autres informations sur ces espèces. Au Mexique, les Geotrupinae sont un groupe qui n'a pas été beaucoup étudié (à l'exception de travaux

essentiellement taxonomiques). Les derniers travaux réalisés sur ce groupe sont ceux de Trotta-Moreau *et al.* (2008), Trotta-Moreau & Cabrero (2010) et Trotta-Moreau & Lobo (2010).

Les espèces de Geotrupinae échantillonnées au cours de notre étude sont répertoriées dans le Tableau 8. Comme pour les sous-familles précédentes, nous avons cartographié la distribution connue de chaque espèce et calculé leurs tracés individualisés (Figs. 50 à 55). Les tracés généralisés sont en cours de réalisation et feront partie d'une publication à venir dans un futur proche.

Pour notre travail, nous avons donc utilisé les monographies de Howden mentionnées ci-dessus pour l'identification du matériel, et nous avons utilisé l'approche de Zunino (1984) pour l'interprétation taxonomique et la distribution géographique des espèces. Sur le plan taxonomique, nous avons utilisé la nomenclature et les subdivisions de Zunino (1984) pour lequel la sous-famille des Geotrupinae fait référence à la tribu des Geotrupini de Howden (1955, 1974 et 1980). Le travail de Zunino (1984) est basé sur une étude approfondie des genitalia, mais avec aussi sur des considérations phylogénétiques et biogéographiques. Nous considérons que les subdivisions de Zunino sont les mieux adaptées à nos objectifs.

La sous-famille des Geotrupinae (*sensu* Zunino) comprend trois tribus :

Chromogeotrupini – regroupe des espèces principalement de l'est de l'Asie, avec également un genre méditerranéen ;

Geotrupini – rassemble des espèces principalement paléarctiques, avec quelques éléments dans les sud-ouest de l'Amérique du Nord et un genre atlantique ;

Ceratotrupini – regroupe des espèces de la partie Est de la région néarctique ; diversifiée dans les montagnes de la ZTM.

Cette classification montre que : (1) la plus grande diversité taxonomique de la sous-famille se trouve rassemblée dans la partie est de l'Eurasie ; (2) que dans la ZTM la tribu des Geotrupini est très marginale (avec seulement deux espèces de *Megatrupes* dans les montagnes de l'ouest du Mexique, ce qui est typique du patron néarctique) ; (3) que la tribu des Ceratotrupini présente une forte diversification dans les montagnes de la ZTM, avec quatre genres originaires de la région néarctique, la pénétration des Ceratotrupini dans la ZTM étant probablement plus ancienne que celle des Geotrupini. Cette tribu suit le même patron biogéographique et phylogénétique que les onthophages d'Amérique (Zunino & Halffter 1988). Celui-ci correspond à une distribution ancienne, avec plus récemment (fin du cénozoïque et holocène) des distributions horizontales entre les montagnes qui ont été suivies par des périodes d'isolement. Les Ceratotrupini suivent, tout comme les *Onthophagus*, un patron paléo-américain de montagne (ancien) et non pas un patron néarctique récent. Les Ceratotrupini regroupent huit genres, dont quatre sont exclusifs de la ZTM, les quatre autres se trouvant plus au nord, dans la partie nord du Mexique.

En relation avec la sous-famille des Geotrupinae (*sensu* Zunino), Trotta-Moreau et Lobo (2010) mentionnent qu'au Mexique on trouve deux espèces du genre *Megatrupes*, mais que le reste des Geotrupinae du Mexique correspondent à la tribu des Ceratotrupini, avec les genres suivants : *Onthotrupes* (10 espèces), *Geohowdenius* (1 espèce), *Halffterius* (1 espèce), *Haplogeotrupes* (2 espèces) et *Ceratotrupes* (3 espèces).

Tableau 8. Affinités biogéographiques des espèces de Geotrupinae copro-nécrophages présentes dans la ZTM (d'après les travaux de Lobo & Halffter 2000, Trotta-Moreau *et al.* 2008, Trotta-Moreau & Cabrero 2010 et Trotta-Moreau & Lobo 2010).

GEOTRUPINAE*	
Espèces	Affinité biogéographique
<i>Ceratotrupes bolivari</i> Halffter & Martinez 1962	Paléoaméricain de montagne
<i>Halffterius rufoclavatus</i> (Jekel 1866)	Paléoaméricain de montagne**
<i>Onthotrupes herbeus</i> (Jekel 1865)	Paléoaméricain de montagne
<i>Onthotrupes nebularum</i> (Howden 1964)	Paléoaméricain de montagne
<i>Onthotrupes sallei</i> (Jekel 1866)	Paléoaméricain de montagne**

*Geotrupinae (Ceratotrupini)

**Affinité de l'espèce non confirmée, mais supposée par l'affinité du genre.

6.3.3.1. Genre *Ceratotrupes* Jekel 1866

Le genre *Ceratotrupes* est actuellement considéré comme endémique du Mexique, avec une origine néarctique (voir Halffter & Martínez 1962 et Halffter 1987). Les espèces de ce genre ont des distributions vastes, impliquant une réponse à de larges gradients environnementaux. Les trois espèces de *Ceratotrupes* du Mexique sont principalement distribuées dans le SVT, la Sierra Madre Occidentale et de la Sierra Madre del Sur, à des altitudes comprises entre 1300 et 2800 mètres (Howden 2003 ; Trotta-Moreau 2010).

***Ceratotrupes bolivari* Halffter & Martinez 1962** -. Dans le cadre de notre étude, nous avons capturé cette espèce entre 2700 et 3400 mètres d'altitude dans des stations situées sur les quatre volcans échantillonnés (Pico de Orizaba, Sierra Negra, Cofre de Perote et Malinche). Les individus ont été capturés avec des pièges mais aussi sous des déjections de vache et de cheval (pour plus d'informations sur la biologie de cette espèce, se reporter à la partie 7.2 de cette thèse). *C. bolivari* est l'espèce du genre qui présente la distribution la plus large puisqu'on la retrouve jusqu'au nord du Mexique, dans des localités situées dans les Etats de Chihuahua, Durango et Sonora (Howden 1964 ; Trotta-Moreau *et al.* 2010).

6.3.3.2. Genre *Halffterius* Zunino, 1984

Les genres *Halffterius* et *Haplogeotrupes* correspondent à une lignée isolée du reste de la tribu (Zunino 1984), avec des distributions restreintes.

***Halffterius rufoclavatus* (Jekel 1866)** - Le genre *Halffterius* est représenté par une seule espèce, *H. rufoclavatus*, qui est endémique du Mexique. D'après Trotta-Moreau (2010), sa distribution était considérée comme se limitant au SVT ; Howden (1964, 2003) mentionne sa présence dans les montagnes proches de Mexico, les individus ayant été capturés au fond de leurs terriers (entre 5 et 15 cm de profondeur) creusés sous des bouses de vache ou du crottin de cheval. Des informations complémentaires recueillies dans le cadre du programme de recherche CONABIO (projet JM032) ont permis d'élargir la zone de distribution connue. Dans le cadre de notre étude, nous avons trouvé cette espèce entre 2700 et 3400 mètres d'altitude au Cofre de Perote et Pico de Orizaba, toujours dans des pièges attractifs appâtés avec des excréments. Trotta-Moreau *et al.* (2010) ont trouvé cette espèce, très abondante, au Cofre de Perote entre 2500 et 3200 mètres.

6.3.3.3 Genre *Onthotrupes* Howden 1964

Ce genre est essentiellement endémique du Mexique, sauf l'espèce *O. onitidipes* Bates 1887 que l'on trouve principalement dans les montagnes du Guatemala et du Salvador, mais aussi au Chiapas (Gómez y Gómez & López-Rojas 2004). Les espèces de ce genre présentent des distributions restreintes et distinctes les unes des autres. En général, leur distribution est limitée à la Sierra Madre del Sur et au SVT (Trotta-Moreau 2010). Parmi les *Onthotrupes*, cinq espèces (*O. viridiobscurus*, *O. herbeus*, *O. sobrinus*, *O. sallei* et *O. nebularum*) forment un groupe distribué dans le SVT, avec généralement une distribution connue plus large.

***Onthotrupes herbeus* (Jekel 1865)** - Nous avons rencontré cette espèce entre 2700 et 3500 mètres, dans des sites situés sur les quatre volcans échantillonnés (Pico de Orizaba, Sierra Negra, Cofre de Perote et Malinche (pour plus des détails sur sa biologie, se reporter à la partie 7.2.1 de cette thèse). Edmonds (1964) mentionne que les habitats d'*O. herbeus* sont similaires à ceux où il a trouvé *Halffterius rufoclavatus*, les deux espèces ayant été collectées dans les mêmes localités sous des crottins de cheval.

***Onthotrupes nebularum* (Howden 1964)** – Cette espèce a une distribution plus large, présente dans la Sierra Madre Oriental, le SVT et la Sierra Madre del Sur (Trotta-Moreau *et al.* 2010). Nous avons rencontré cette espèce entre 2600 et 3400 mètres, au Pico de Orizaba, Cofre de Perote et Malinche. Selon Howden (1964) on l'a trouvée entre 1800 et 2100 mètres d'altitude dans des forêts de chênes et pins de la Sierra Madre Oriental, dans les Etats d'Oaxaca, Puebla et Veracruz.

***Onthotrupes sallei* (Jekel 1866)** - Cette espèce, comme *O. nebularum*, possède aussi une distribution large. Selon Trotta-Moreau *et al.* (2010), elle est distribuée dans la Sierra Madre del Sur et le SVT. Nous avons uniquement rencontré cette espèce en août (très rare dans le site) entre 3100 et 3200 mètres au Cofre de Perote. Elle a été citée par Howden (1964) à Oaxaca, qui est la localité type.

6.3.3.4 Etablissement des cartes de distribution des Geotrupinae et calcul des tracés (tracks) individuels.

En complément des informations publiées par Trotta-Moreau & Lobo (2010), nous donnons des cartes actualisées de ces espèces, en figurant les points de présence des espèces de Geotrupinae trouvées au cours de notre travail de terrain. Nous y avons rajouté les localités enregistrées dans la base de données CONABIO (projet JM032), qui normalement inclut les données vérifiées de la base GEOMEX (Trotta-Moreau *et al.* 2008).

Ceratotrupes bolivari – L'espèce est considérée comme étant celle dont la distribution est la plus large (Howden 1964 ; Trotta-Moreau *et al.* 2010). Elle est distribuée dans toutes les chaînes montagneuses du Mexique : SVT, Sierra Madre Oriental, Occidentale, del Sur et Sierra de Chiapas (Fig. 50a). Cette espèce suit principalement les chaînes de montagnes, comme le montre la figuration de son tracé individualisé (Fig. 50b).

Halffterius rufoclavatus – L'espèce n'est plus distribuée seulement dans le SVT comme le laissaient supposer les premières publications (Howden 1964, 2003 ; Trotta-Moreau *et al.* 2010). La synthèse des informations actuellement disponibles montre que *H. rufoclavatus* voit sa distribution élargie à l'ensemble des Sierras du pays (Sierra Madre Oriental, Occidentale, del Sur et Sierra de Chiapas), ainsi qu'au SVT (Fig. 51). Son tracé individualisé montre qu'il s'agit d'une espèce qui suit les chaînes montagneuses, avec une préférence pour les sites d'altitudes moyennes et élevées (Fig. 51b). Les données de la Péninsule de Baja California sont douteuses, on attend une confirmation de leur validité (Halffter 2014, comm. pers.).

Onthotrupes herbeus - Howden (1964) a cité des localités du Durango, mais dans notre base des données il n'y a aucune information concernant cet Etat. L'espèce a pu être confondue avec *O. sobrinus*, ou bien les localités exactes n'ont pu être vérifiées. Cette espèce n'est distribuée de manière sûre que dans le SVT (Fig. 52a, b), en particulier dans la partie Est, mieux connue car l'effort d'échantillonnage y a été le plus important depuis longtemps.

Onthotrupes nebularium – Il s'agit d'une espèce largement distribuée dans le SVT, les Sierras Madre Oriental, Occidentale, del Sur et dans la Sierra de Chiapas (Fig. 53a). L'allure de son tracé individualisé montre qu'elle suit plutôt les chaînes montagneuses (Fig. 53b), mais avec des localités sur le Haut Plateau.

Onthotrupes sallei – L'espèce est distribuée dans le SVT, la Sierra Madre Occidentale et del Sur (Fig. 54a), avec quelques localités sur la côte du Golfe du Mexique et dans le sud du Haut Plateau. Semblable aux autres *Onthotrupes*, l'espèce suit les montagnes ou les zones d'altitude moyenne et haute (Fig. 54b).

D'une manière générale, tous les Geotrupinae copro- nécrophages recueillis dans le cadre de notre échantillonnage ont une distribution dont la tendance est de suivre les chaînes montagneuses. Comme pour les Aphodiinae, un échantillonnage plus systématique permettra sans doute d'augmenter les sites de capture, élargissant d'autant l'aire de distribution des espèces.

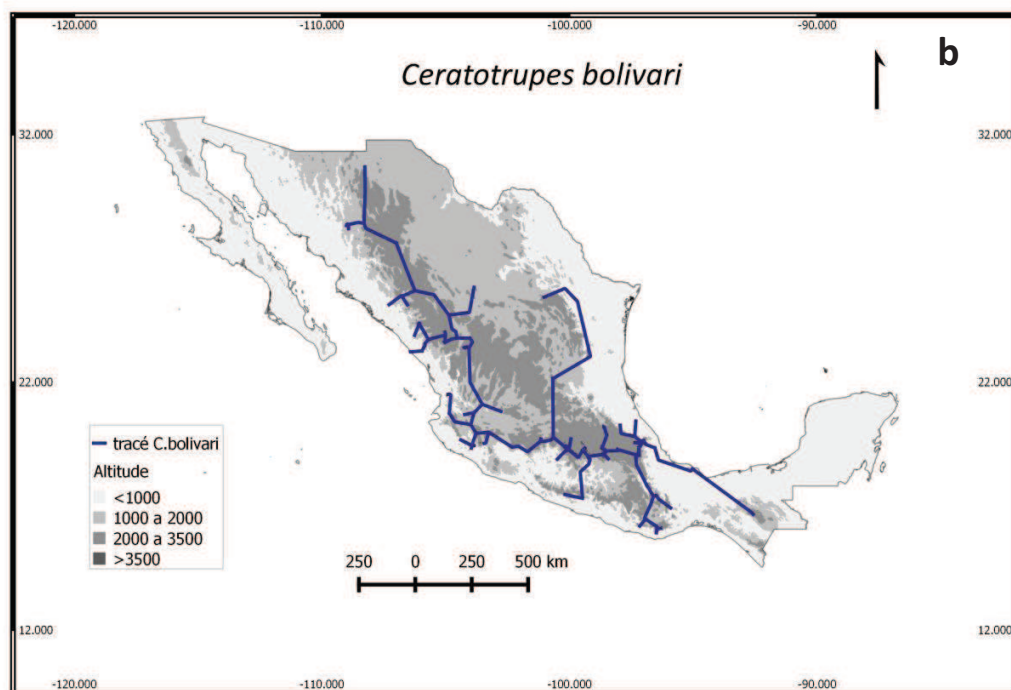
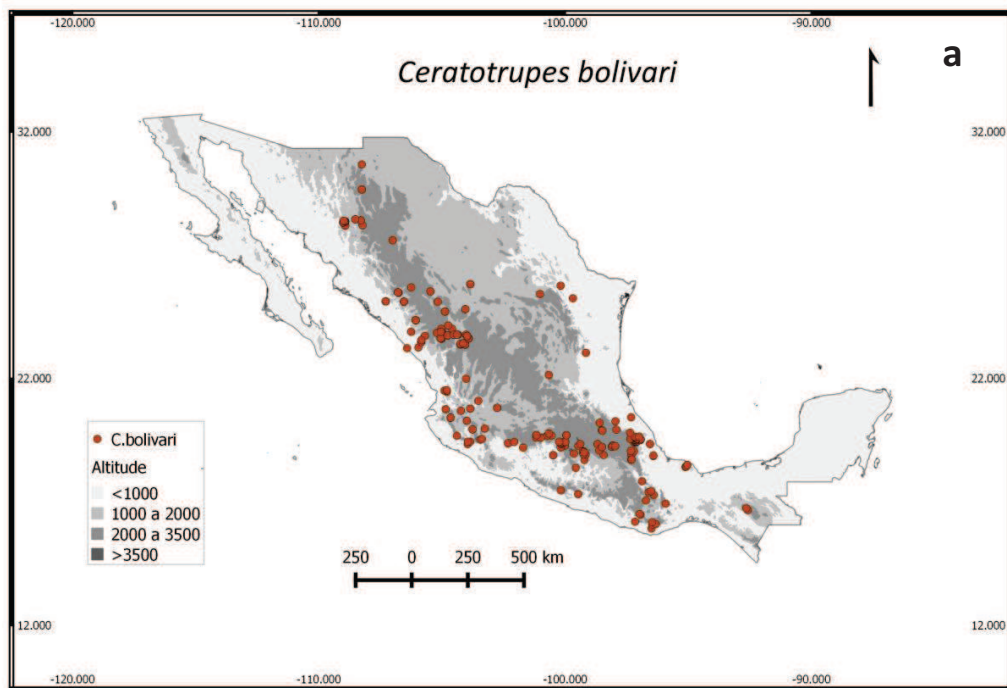


Figure 50. *C. bolivari* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

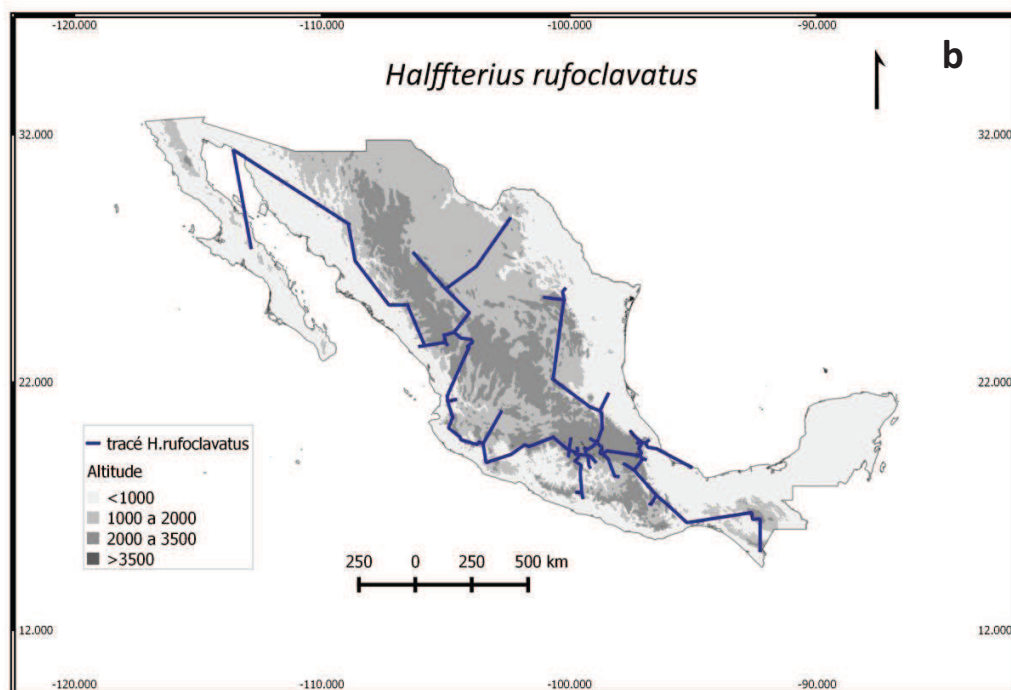
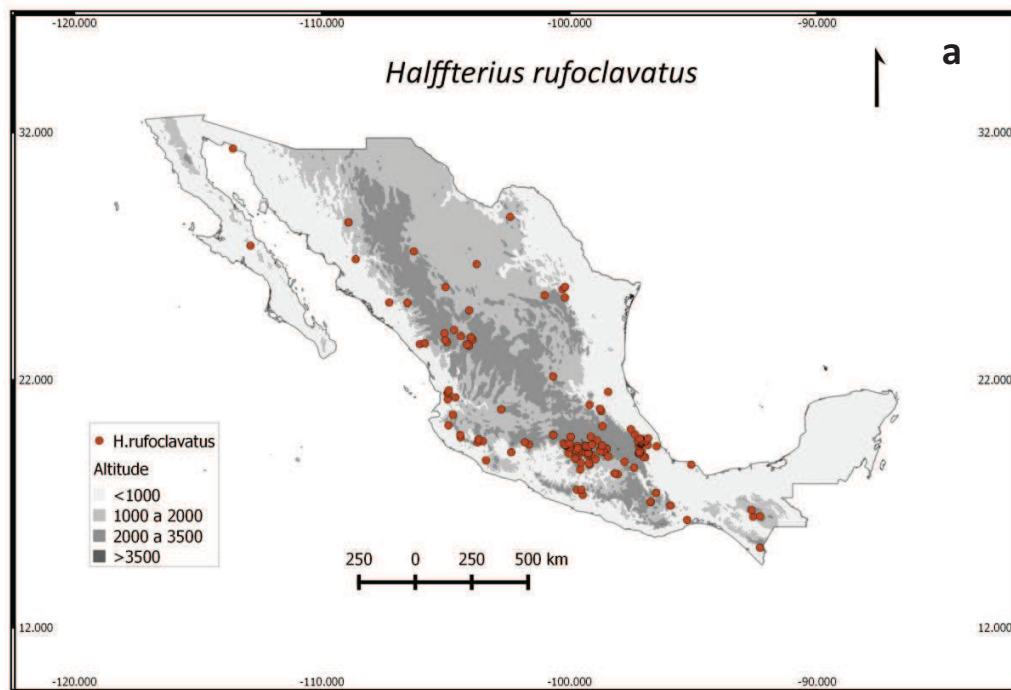


Figure 51. *H. rufoclavatus* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

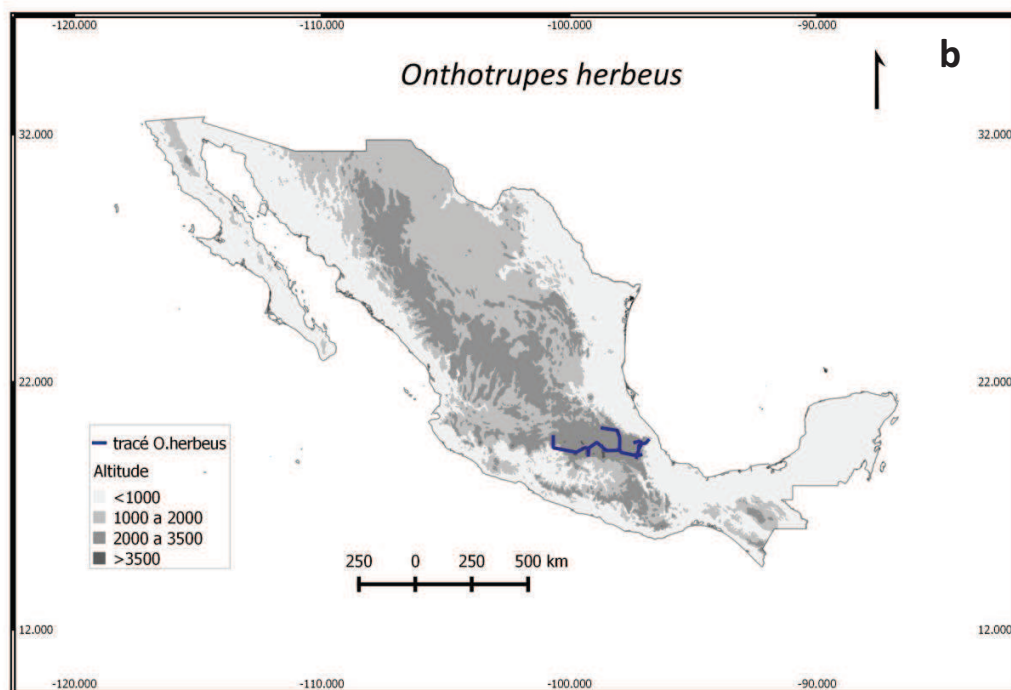
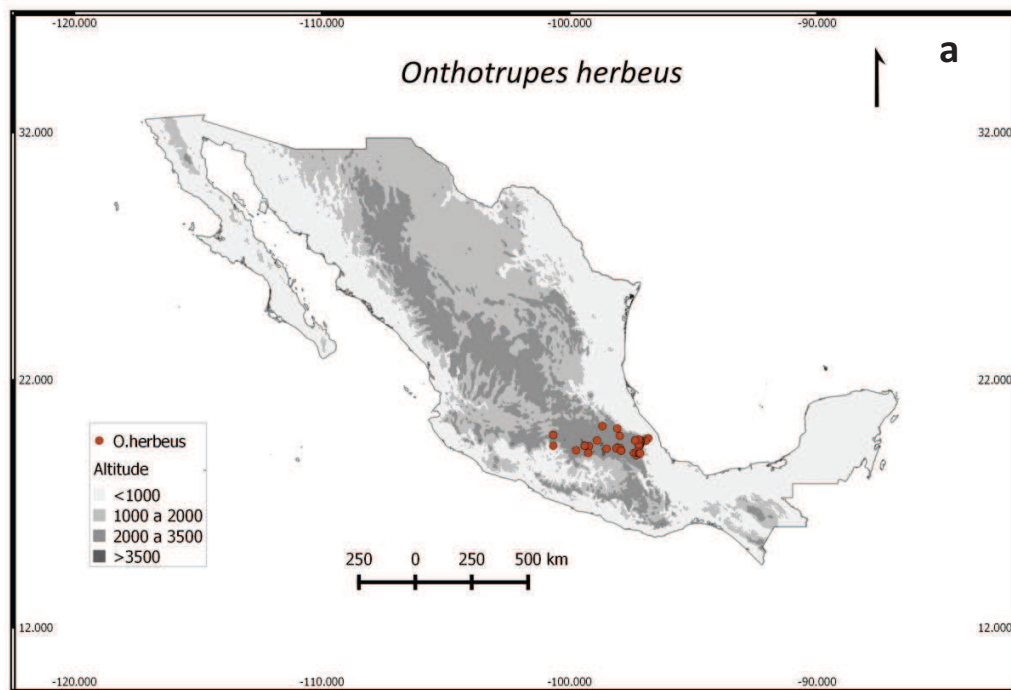


Figure 52. *O. herbeus* : (a). Carte de distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

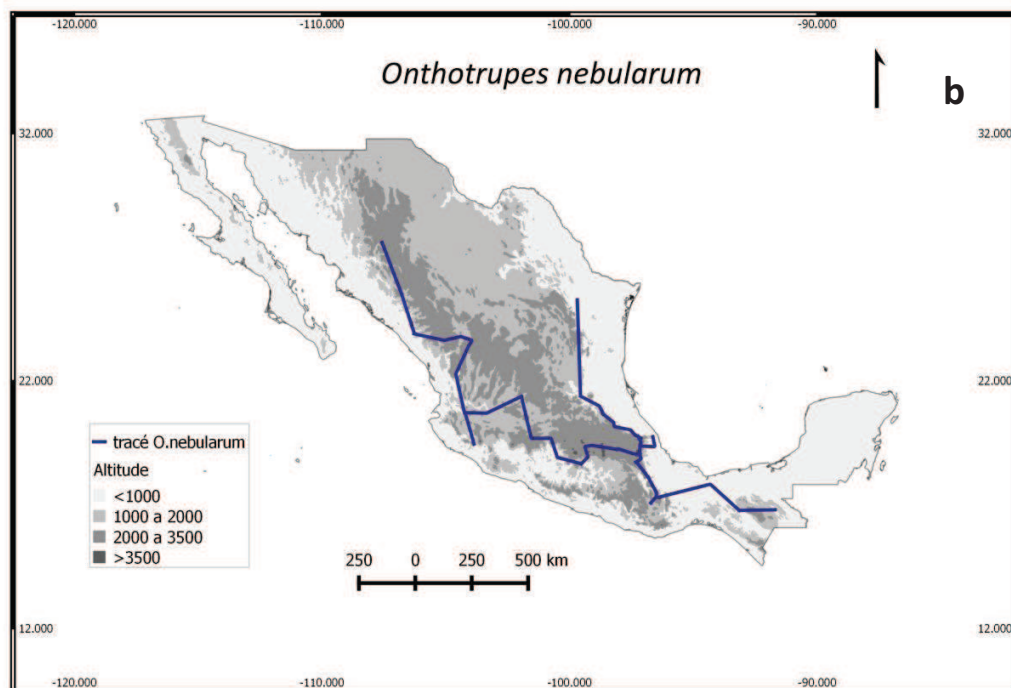
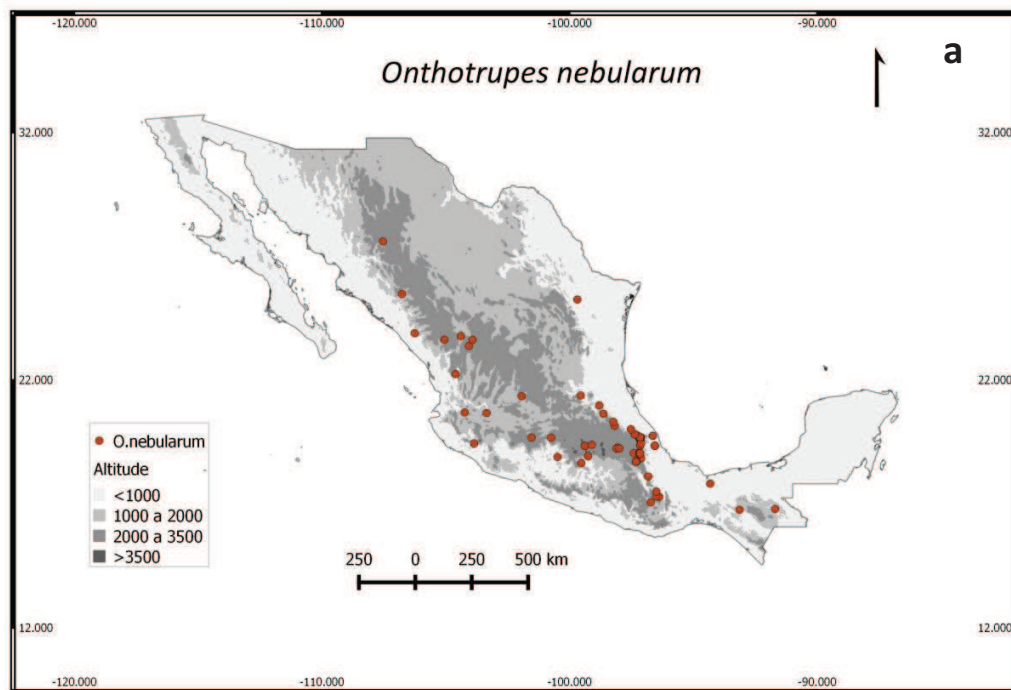


Figure 53. *O. nebularum* : (a). Carte de la distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

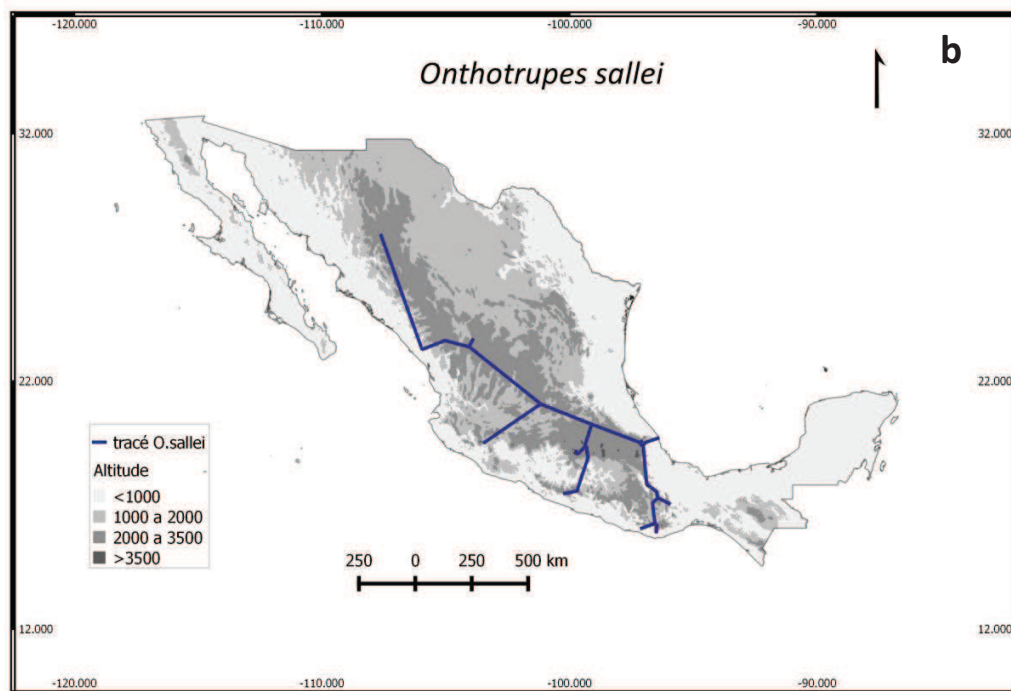
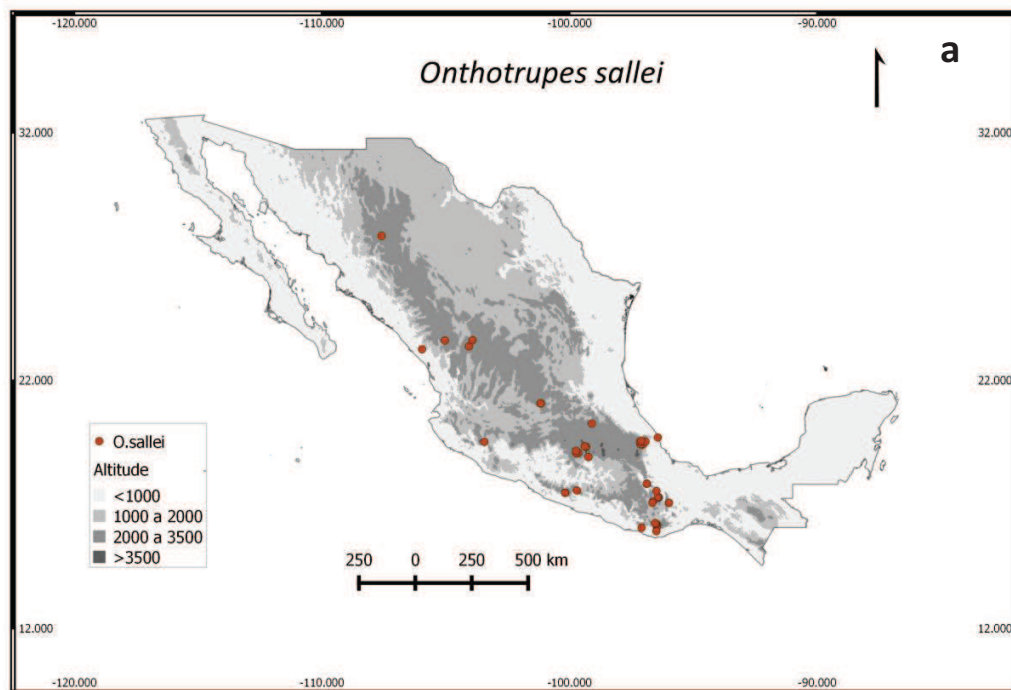


Figure 54. *O. sallei* : (a). Carte de distribution connue ; (b). Tracé individualisé calculé.

6.4. Discussion sur la distribution biogéographique des Aphodiinae, Scarabaeinae et Geotrupinae présents dans la ZTM

La répartition des coléoptères coprophages est influencée par des facteurs de nature à la fois écologique et historique. Le cadre historique est à la base ; il permet ou non la présence d'une espèce dans un endroit déterminé. Par la suite ce sont les facteurs écologiques qui déterminent la distribution fine. Nous ne discuterons dans cette partie de la thèse que du cadre géographique de la distribution des espèces que nous avons échantillonnées, en laissant l'analyse des facteurs écologiques pour plus tard (dans la partie 8 de cette thèse).

Notre hypothèse de travail se vérifie (chapitre 1 et objectifs) : la faune des coléoptères copro-nécrophages des montagnes étudiées présente presque exclusivement des affinités avec des espèces largement répandues plus au nord (néarctiques et holarctiques). Si on exclut les quelques exemples d'espèces qui ont pénétré depuis le Haut Plateau et qui sont présentes sur les contreforts des massifs étudiés, les affinités septentrionales correspondent à tous les taxons. Néanmoins, il est difficile de faire la distinction entre des pénétrations anciennes dans la ZTM et dans notre zone d'étude et des pénétrations plus récentes.

Lorsqu'on fait la synthèse de toutes les distributions, et surtout en analysant la forme et la direction des tracks des espèces trouvées, on se rend compte que la plupart des espèces présentent une très forte affinité pour des sites d'altitude. Bien évidemment, il y a des espèces avec une distribution plus large, qui descendent un peu à des altitudes plus basses, mais la continuité d'une présence dans les massifs montagneux et le Haut Plateau nous permet de conclure à une adaptation à des milieux de moyenne et haute altitude. On pouvait s'y attendre de la part des espèces avec une affinité biogéographique néarctique, paléo-américaine de montagne, méso-américaine de montagne et du Haut Plateau. C'est le cas de toutes les espèces de Scarabaeinae, Geotrupinae et de la moitié des Aphodiinae recueillies, soit plus de 80% de l'ensemble de nos espèces. Néanmoins, c'est moins évident pour les espèces d'origine néotropicale (toutes ces espèces sont des Aphodiinae) qui, dans notre cas, représentent moins de 20% de la richesse des 4 massifs montagneux échantillonnés. Selon Halffter (1987), la plupart des Aphodiinae qui appartiennent aux patrons de dispersion paléo-américain ou néarctique font partie de lignées phylogénétiques d'origine holarctique ou néarctique qui se sont diversifiées dans la Zone de Transition Mexicaine, avec aussi quelques espèces en provenance des groupes de Laurasia, partagées entre l'Eurasie et l'Amérique du nord (Cabrero-Sañudo & Lobo 2009).

Selon Davis *et al.* (2002), la chronologie de la tectonique des plaques suggère que les Scarabaeinae ont une origine datant plutôt du Mésozoïque que du Cénozoïque. L'isolement continental aurait été important et de la sorte on aurait eu une évolution dans trois grands centres de distribution pour les faunes des bousiers (Afro-Eurasie, Amériques, Gondwana oriental). Dans le cas de toutes nos espèces, leur dispersion est plus récente. La faune du Cofre de Perote et de la partie orientale du Pico de Orizaba, montagnes situées dans l'État de Veracruz, est composée d'espèces d'origine néotropicale, méso-américaine de montagne, du Haut Plateau Mexicain,

paléo-américain et néarctique. Tandis qu'à La Malinche et à la Sierra Negra, les espèces de toutes origines sont présentes, mais celles d'origine néotropicale sont très rares (respectivement deux et une espèce) et très peu abondantes. Les espèces d'origine néotropicale se retrouvent essentiellement au Pico de Orizaba, du côté au vent (plus humide et remontées à partir des plaines du piémont), à des altitudes moyennes (approximativement 2700 mètres). Pour les autres montagnes, comme on en avait fait l'hypothèse, ce sont les autres patrons de distribution qui sont les mieux représentés.

Si on prend en compte l'ensemble des distributions, et en examinant la possibilité pour les bousiers de s'être diversifiés ou non en Amérique du Nord ou dans la région Paléarctique, avec une possible antiquité de leurs distributions en relation avec celle des montagnes où ils se trouvent, il doit être possible de spéculer sur leurs origines. On devrait pouvoir le faire dans un futur proche, à condition toutefois que les genres créés au cours des dernières années soient des entités naturelles (monophylétiques). De plus, en relation avec la ZTM, on pourra déterminer si on a des distributions anciennes plus étendues (comme celle correspondant au patron paléo-américain), ou bien si on est face à de distributions plus récentes (avec encore des relations avec l'Amérique du Nord), c'est-à-dire en plein processus d'expansion avec un vrai patron néarctique.

L'assignation d'une distribution réelle à l'un ou l'autre patron est toujours difficile. L'estimation de la période d'origine des distributions est très spéculative. A la différence de ce qui se passe dans la partie sud (le contact et l'interaction dans la zone néotropicale), dans le nord il n'y a pas des barrières biogéographiques bien nettes entre l'Amérique du Nord et la ZTM. L'absence de ces barrières ne permet pas d'évaluer l'influence sur les organismes en voie de dispersion et/ou d'isolement, raison pour laquelle on ne peut pas dater facilement les processus. Par rapport aux régions plus septentrionales, la seule barrière importante est justement le SVT qui est en réalité une grande voie de migration et le responsable de multiples vicariances. Cette barrière ne permet donc pas de dater le temps d'origine, ni les mouvements migratoires.

Dans les cas des Aphodiinae, qui appartiennent à des lignées phylétiques d'origine septentrionale, c'est seulement la connaissance des relations phylogénétiques entre les groupes qui permettra de former des hypothèses plus fortes et complètes. Ce processus a commencé avec la révision taxonomique de l'ancien genre *Aphodius*. Un nombre réduit d'Aphodiinae de la ZTM ont une origine néotropicale, ces espèces ayant pénétré au Mexique et dans toute l'Amérique du Nord lors du grand échange faunistique qui a suivi la consolidation du pont panaméen. Pour ces lignées, l'histoire biogéographique est la même que celle des Scarabaeinae de la même provenance, avec une distribution néotropicale typique. Néanmoins, la plus grande partie des lignées phylétiques ont des affinités septentrionales et correspondent à différentes variantes du patron paléo-américain, plus particulièrement le patron paléo-américain de montagne. Parmi les espèces ayant une origine néotropicale, comme celles appartenant au genre *Blackburneus*, certaines comme *B. charmionus* et *B. saylorea* se cantonnent plutôt sur le pourtour des montagnes et à des altitudes moyennes, tandis que *B. guatemalensis*, qui a une distribution plus large, pénètre à l'intérieur des massifs montagneux et cela jusqu'en Amérique centrale. Cela pourrait s'expliquer par une adaptation de cette espèce aux milieux plus froids, ce qui lui permet

d'accéder à des zones aux ressources trophiques plus abondantes, en particulier là où il y a actuellement des vaches, brebis, moutons et chevaux.

Cette adaptation à pouvoir s'adapter à des milieux d'altitude peut paraître plus simple pour les espèces endocoprives (cas de très nombreux Aphodiinae) car elles vivent et se développent à l'intérieur des déjections où la température pendant la journée peut être élevée, même si au cours de la nuit elle peut descendre sensiblement. La rapidité du développement larvaire et une stratégie de reproduction de type r permet le développement de populations parfois nombreuses, même à haute altitude lorsque les conditions sont favorables. Durant l'été, la température moyenne de l'air augmente considérablement sur les piémonts des montagnes et la radiation permet à ces espèces de se développer. Un autre facteur très important pour le maintien et le développement de ces espèces est la présence de ressources alimentaires abondantes et prévisibles. Actuellement, avec les changements de l'utilisation des terres (nouvelles surfaces défrichées, déforestation), de plus en plus de zones sont transformées en pâturages dans les parties élevées des montagnes. Cela se traduit par une présence accrue d'herbivores (donc plus de ressources trophiques pour les coprophages) dans les zones d'altitude, permettant à des espèces de piémont de trouver des relais (zones de transition) pour remonter plus en altitude.

Le cas de *Labarrus pseudolividus* est un peu différent car cette espèce possède déjà une distribution bien plus large que celle des autres Aphodiens (tendance à être plutôt cosmopolite). On la rencontre en effet aussi bien en plaines qu'en montagnes et sur le Haut Plateau relativement aride, avec une distribution allant du sud des Etats-Unis jusqu'en Amérique centrale. C'est donc une espèce capable de vivre dans des conditions environnementales très diverses, variables ou modifiables, et dont la présence sera surtout dépendante de l'existence de ressources alimentaires adéquates (pour plus des détails sur cet aspect, se reporter à la partie 8 du document de thèse).

Dans les cas des espèces pholéophiles, comme *Geomyphilus barrerai*, *G. pierai* et *Neotrichonotulus inurbanus*, celles-ci ont une affinité néotropicale, tandis que *N. perotensis* présente une affinité Paléo-américaine de montagne, laquelle a une affinité claire avec l'Ancien Monde. Ces espèces font partie de lignées d'Aphodiinae avec un caractère orophile, qui ont dû commencer à co-évoluer avec diverses espèces des rongeurs en absence d'autres déjections pour se nourrir et se développer, et dont l'origine peut remonter du Crétacé à l'Eocène (66-38 millions d'années). Puis, à partir du Miocène, l'émergence d'un climat aride ou semi-aride a pu déclencher la diversification des rongeurs, et donc celle des Aphodiinae associés, particulièrement dans les régions montagneuses et les terres hautes de la zone néarctique et dans la ZTM (Lobo & Halffter 1994). Après, avec la reprise du contact intercontinental à partir du Miocène et pendant le Pliocène et le Pléistocène, des ponts terrestres ont permis le passage des bovidés et des autres grands mammifères depuis l'Eurasie vers l'Amérique du Nord (Potts & Behrensmeyer 1993). Cela a permis l'introduction de lignées d'Aphodiinae adaptées à leurs déjections, qui plus tard se sont différenciées en Amérique du nord, donnant de nouvelles lignées néarctiques dont certaines auraient atteint la ZTM.

Selon Cabrero-Sañudo & Lobo (2009), la colonisation du territoire mexicain par les espèces néotropicales d'Aphodiinae a été plus récente, liée à la fermeture de l'Isthme de Panama depuis la

fin du Miocène et pendant le Pliocène, entre 13 et 7 millions d'années (Coates *et al.* 2004). Cet événement a provoqué le Grand Echange Américain de flore et faune (Webb 1985), qui a aussi favorisé l'expansion des Scarabaeinae (Davis & Scholtz 2001).

Parmi les genres que nous avons collectés au cours de nos 3 campagnes annuelles de terrain, on peut en retrouver ayant des espèces au Mexique qui sont les représentantes de groupes avec une distribution plus large (latitudes plus au nord), comme par exemple les genres *Geomyphilus* (*s.l.*), *Oscarinus* et *Pseudagolius* (*s.l.*). Mais on est aussi en présence d'une autre série de groupes avec des espèces endémiques ou principalement endémiques de la ZTM, mais avec des affinités néarctiques, comme les genres *Agrilinellus*, *Cephalocyclus*, *Neotrichonotulus* et *Trichonotuloides*. Enfin nous avons trouvé des espèces appartenant à des genres présents dans la région Holarctique, mais qui appartiennent à groupes d'origine typiquement Paléarctique, avec des représentants dans l'ensemble Paléarctique – Afrotropical – Oriental (Cabrero-Sañudo & Lobo 2009), comme ce serait le cas pour les genres *Oxyomus* et *Planolinellus*. Les genres typiquement néotropicaux du Mexique seraient les genres *Gonaphodiellus* et *Blackburneus* (*s.l.*), avec une affinité Gondwanienne, et *Labarrus pseudolividus* comme cela a été évoqué précédemment.

Zunino (1984) a tracé les premières esquisses de l'histoire biogéographique du groupe, assignant la différenciation de cette sous-famille au plus tard au Crétacé inférieur, dans l'Est asiatique et notamment dans la partie actuelle du Gobi, Tian-Shan, Tibet et la partie centrale de la Chine. La tribu des Chromogeotrupini, la plus primitive de cette sous-famille, a son « centre de plus haute densité » dans la Zone de Transition de la Chine où se trouvent réunis les sept genres qui composent actuellement cette tribu. L'aire de contact entre le sud-est de l'Europe et l'Asie centrale correspond à la zone d'origine des Geotrupini-Ceratotrupini. Concrètement, les Ceratotrupini se sépareraient en formant des connexions euro-américaines au plus tard au Crétacé supérieur. L'autre route de pénétration des Geotrupinae en Amérique s'est faite à travers le genre *Anoplotrupes* de la tribu des Geotrupini, avec l'espèce *A. stercorosus* (Scriba) dont la distribution est européenne, et deux espèces aux Etats-Unis et dans le sud-est du Canada, *A. hornii* (Blanch) et *A. balyi* (Jekel). Ce genre présente des affinités avec les genres *Megatrupes* et *Geotrupes*, mais pas avec les Ceratotrupini. Cette dichotomie phylétique des Geotrupinae américains explique les différences très marquées entre les espèces de cette sous-famille trouvées dans la ZTM et aux Etats-Unis.

Selon Zunino (1984), à la fin du Crétacé (moment de l'interruption de la connexion entre les deux côtés de l'Atlantique), il y avait déjà dans le Nord-est de l'Amérique du Nord les ancêtres des *Anoplotrupes* américains. C'est à ce moment là que la différenciation des Ceratotrupini commence, avec trois genres exclusifs aux Etats-Unis (dans le Sud-Est et en Floride), et quatre genres dans le SVT et les montagnes proches, avec une vicariance au nord et au sud du Rio Bravo qui semble absolue car il n'y a aucun genre commun entre les deux zones.

Au Mexique, le premier événement cladogénique concernant les Ceratotrupini correspond à la séparation d'une lignée avec deux genres affines : *Halffterius* (apparemment monospécifique et endémique du SVT) et *Haplogeotrupes* (deux espèces et une distribution très fragmentée, l'une restreinte à une grotte du SVT et l'autre dans les montagnes du Chiapas, Salvador et Guatemala).

Selon Zunino (1984), le degré de différenciation de ces genres indique une séparation relativement récente.

Des événements cladogéniques successifs ont mené à la séparation d'une lignée dérivée, avec le genre *Onthotrupes* qui a eu beaucoup de succès et qui est descendu du nord vers le sud du pays en suivant différentes chaînes montagneuses (Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, SVT, Sierra Madre del Sur et même jusqu'aux montagnes du Guatemala et du Salvador).

Zunino (1984) considère que la connexion et l'expansion des Ceratotruperini dans la ZTM, entre Europe et Amérique est plutôt ancienne. Dans le cas de notre travail, en faisant la synthèse entre les données de Zunino et les nôtres, nous considérons qu'en l'état actuel des connaissances (et tant qu'on ne disposera pas d'une phylogénie basée sur des analyses moléculaires) il est légitime de supposer qu'il y a eu à l'origine une cladogénèse ancienne au départ chez les Ceratotruperini (Miocène-Pliocène), à partir de laquelle se seraient séparées d'une part la lignée *Halffterius- Haplogeotrupes*, et d'autre part la lignée qui regroupe les genres *Onthotrupes- Cnemotrupes- Geohowdenius- Ceratotruperes- Peltotrupes*. Ces deux lignées auraient pénétré au Mexique de façon indépendante, en suivant les caractéristiques du patron de distribution Paléo-américain. Puis (à partir du Pliocène) les deux lignées, en synchronisme avec l'activité géomorphologique du SVT (voir chapitre 3), auraient suivi une évolution indépendamment l'une de l'autre, mais avec des similitudes de distribution et de spéciation dans la ZTM.

En ce qui concerne la phylogénie et la distribution des espèces américaines du genre *Copris*, Matthews (1961) a établi les points suivants. Les quatre espèces américaines établies appartiennent toutes au même sous-genre *Copris s. str.*. L'étude des espèces américaines montre qu'il y a deux groupes ; cette division pourrait représenter une double invasion de l'Amérique du Nord par deux espèces asiatiques différentes et anciennes car cette division ne se retrouve pas dans la faune de l'ancien Monde. Matthews a séparé ces deux « groupes » en complexes d'espèces. Dans le groupe *fricator*, le complexe *armatus* est considéré comme le plus primitif car il ne rassemble que des espèces de grande taille et morphologiquement peu modifiées. Le fossile *Copris pristinus* Pierce 1946, du Pléistocène supérieur (La Brea, Californie), représente une espèce éteinte très proche de *C. armatus*, mais d'une taille nettement supérieure, ce qui le rapproche de *C. megasoma* qui se trouve à proximité immédiate du SVT. Selon Matthews (1961) le genre *Copris* en Amérique est encore en plein processus de spéciation.

En coïncidence avec les Geotrupinae copro-nécrophages et contrairement aux Scarabaeinae de la ZTM, les genres d'Aphodiinae de cette zone sont d'une façon dominante (83% du total, y compris ceux d'introduction récente) d'origine et affinités holarctiques, soit holarctiques *sensu lato*, ou néarctiques et même paléarctiques. Leur distribution dans la ZTM montre une préférence marquée avec les montagnes (la plus grande richesse et endémicité se trouve dans le SVT et dans la Sierra Madre del Sur). A différence avec les Scarabaeinae, le nombre d'espèces caractéristiques du Haut Plateau est réduit.

Une discussion sur l'influence des facteurs écologiques sur la distribution des espèces collectées, suivie d'une synthèse prenant en compte les effets combinés des facteurs écologiques et historiques sur la distribution des espèces orophiles, fera l'objet des chapitres suivants.

6.5 La colonisation horizontale vs la colonisation verticale

Lobo et Halffter (2000) ont montré l'importance de l'orientation des cordillères dans le cadre des études biogéographiques. En analysant les caractéristiques de la faune des hautes montagnes, ces auteurs ont souligné l'existence de deux processus de colonisation, l'un horizontal et l'autre vertical. Les deux coexistent, mais en général il y en a un qui domine pour chaque montagne. Le processus horizontal prédomine quand la distribution d'une lignée supra spécifique suit une cordillère, généralement dans les sens des méridiens. La dispersion qui découle de cette distribution s'est faite en profitant des conditions plus froides de la montagne. Les changements dans l'orographie ou le climat sont la cause de distributions vicariantes et de processus de spéciation. Ainsi dans la ZTM la dispersion horizontale a permis à des lignées du nord d'atteindre des latitudes plus tropicales. La distribution horizontale est dominante : la faune de haute montagne est constituée de groupes taxonomiques différents de ceux qui sont distribués à des altitudes plus basses dans la même région. Dans la ZTM, les coléoptères coprophages montrent un remplacement très marqué au niveau des genres (et même des sous-familles) avec différentes affinités biogéographiques, entre ceux qui se trouvent en altitude et ceux des basses terres tropicales (Halffter *et al.* 1995 ; Lobo & Halffter 2000).

La colonisation verticale se produit dans un sens altitudinal (de bas au haut) et non pas latitudinal. Sous les tropiques (comme c'est le cas pour la ZTM), il s'agit d'un processus plus complexe que la colonisation horizontale, car cela implique qu'une espèce qui vit à basse ou moyenne altitude, dans des conditions tropicales, doit s'adapter aux conditions froides ou tempérées-froides de la haute montagne. C'est la raison pour laquelle presque toutes les lignées tropicales deviennent plus rares lorsque l'on monte en altitude.

Nous analyserons ces processus de colonisation horizontale/verticale en utilisant uniquement nos données (espèces collectées dans notre échantillonnage), car nous disposons pour chaque capture de toute l'information sur l'abondance, le versant et l'altitude. L'information disponible sur la présence de chaque espèce dans chaque montagne, avec le versant correspondant, se trouve rassemblée dans le Tableau 9. Nous n'évoquerons le cas des autres espèces mentionnées à la partie 6.3 de cette thèse que lorsque nous disposerons de suffisamment d'information pour le faire.

Tableau 9. Abondances des espèces par montagne et versant (- : absence d'individu ; + : 1-5 ind. ; ++ : 6-25 ind. ;+++ : 26-60 ind. ; ++++ : 61-100 ind. ; +++++ : <100 ind.) (Pour un tableau plus complet avec les valeurs numériques, voir en Annexe 1).

	Cofre de Perote					Malinche					Pico de Orizaba					Sierra Negra			
	au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)	
	INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP
APHODIINAE																			
<i>A. azteca</i>	-	+++++	-	-		-	+	-	+		+++	+++	-	+++		-	++	-	+
<i>A. ornatus</i>	+	-	-	+		++	-	++	-		++	-	+	+++		-	+++	+	+
<i>B. charmionus</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		+	-	-	-		-	-	-	-
<i>B. guatemalensis</i>	-	-	-	-		+	-	-	-		+++	-	-	-		-	-	-	-
<i>B. saylorea</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		+	-	-	-		-	-	-	-
<i>C. hogei</i>	++++	+	-	+++++		-	-	-	-		++	++	-	-		-	+	-	-
<i>G. barrerae</i>	-	+++	-	-		-	-	-	-		-	-	+++	-		-	+++	-	-
<i>G. pierai</i>	-	++++	-	+		+	-	-	-		-	-	-	-		-	++	-	+
<i>G. bimaculosus</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		++	-	-	-		-	-	-	-
<i>G. opisthius</i>	+	-	-	-		++	-	-	-		+++++	-	-	-		-	-	-	-
<i>L. pseudolividus</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	+	-
<i>N. inurbanus</i>	-	-	-	+		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-
<i>N. perotensis</i>	-	+++++	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	+	-	-
<i>O. indutilis</i>	-	+	-	-		-	-	-	-		-	+	-	-		-	-	-	-
<i>O. setosopunctatus</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		++	+	-	-		-	-	-	-
<i>P. vittatus</i>	-	+	-	-		-	-	-	-		+	+	-	-		-	-	-	-
<i>T. alfonsinae.</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	+	+		-	-	-	+
<i>T. hansferyi</i>	-	+	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-
<i>T. glyptus</i>	++	-	-	+		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-

	Cofre de Perote					Malinche					Pico de Orizaba					Sierra Negra			
	au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)			au vent (E)		sous le vent (W)	
	INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP		INF	SUP	INF	SUP
SCARABAEINAE																			
<i>C. armatus</i>	-	-	-	-		++++	-	+++	-		-	-	-	-		-	-	+	-
<i>O. hippopotamus</i>	-	+++++	-	++		+	-	-	++		-	+	-	+		-	++++	-	-
<i>O. mexicanus</i>	-	-	-	-		++	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-
<i>O. aureofuscus</i>	-	-	+++++	++		-	-	-	-		-	-	++	-		-	-	-	-
<i>O. bolivari</i>	-	-	-	-		++	+	+++++	++		-	-	-	-		-	-	-	-
<i>O. chevrolati</i>	+++++	+++	+++	+++++		+++++	++	+++++	++		+++++	++	++++	+++++		++++	+++	+++	+
<i>P. amethystinus</i>	-	-	-	-		-	-	-	-		+	-	-	-		-	-	-	-
<i>P. quadridens</i>	-	-	-	-		+	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-
<i>O. lecontei</i>	-	-	++	-		+++++	-	-	+		-	-	-	-		-	-	-	-
GEOTRUPINAE																			
<i>C. bolivari</i>	+	+	+	+		++	-	++	+		-	-	+	-		+	-	-	-
<i>H. rufoclavatus</i>	+	++	-	-		-	-	-	-		+	+	-	-		-	-	-	-
<i>O. herbeus</i>	+	+	-	+		+	+	++	++		++	+	+	+++++		-	+	-	-
<i>O. nebularum</i>	-	+	-	-		-	+	+	+		+++++	+	+	-		-	-	-	-
<i>O. sallei</i>	-	+	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-		-	-	-	-

Dans notre étude, les espèces ayant une origine néotropicale sont les suivantes : *Blackburneus charmonius*, *B. guatemalensis*, *B. saylorea*, *Labarrus pseudolivinus*, *Gonaphodiellus bimaculosus* et *G. opisthius*. Leur présence résulte d'une colonisation verticale, ce qui s'explique par le fait qu'elles sont présentes uniquement dans les piémonts des montagnes (*G. deloyai*, qui appartient au même genre, se rencontre lui aussi dans la partie basse du Cofre de Perote ; Huerta 2015) et seulement sur le versant au vent (donc humide). Cela signifie que ces espèces néotropicales ont réussi à s'adapter à des milieux de moyenne altitude. Le cas de *Labarrus pseudolivinus* est intéressant de ce point de vue. Cette espèce, distribuée partout au Mexique, est présente aussi dans de nombreux pays du monde (s'il n'y a pas eu de confusion taxonomique à ce niveau). Mais si l'on considère que c'est une espèce avec des affinités néotropicales (Cabrero-Sañudo *et al.* 2010), cela pourrait expliquer sa répartition dans notre échantillonnage : l'espèce a été trouvée seulement dans la partie inférieure de la Sierra Negra (très rare) et elle reste également rare dans le Haut Plateau (Arriaga *et al.* 2012). Cela traduirait pour cette espèce un mode de colonisation verticale qui lui permettrait d'atteindre des altitudes moyennes (2200 mètres sur le Haut Plateau mexicain et 2700 mètres à la Sierra Negra), même si l'espèce est plutôt adaptée à des milieux au caractère tropical. D'une façon similaire, *P. quadridens quadridens* (2600 mètres à La Malinche), largement distribué sur le Haut Plateau, présente un type de colonisation verticale dans notre zone d'étude. Cela pourrait constituer l'un des rares cas, sinon le seul pour les Scarabaeinae, de ce type de colonisation pour les montagnes que nous avons étudiées.

Les espèces avec une affinité néarctique collectées lors de l'échantillonnage sont les suivantes : *Cephalocyclus hogei*, *Neotrichonotulus inurbanus*, *Oxyomus setosopunctatus*, *Planolinellus vittatus*, *Geomyphilus barrerai*, *G. pierai* et *Oscarinus indutulis*. Nous considérons que la présence de toutes ces espèces dans nos relevés découle d'une colonisation horizontale, pour les raisons suivantes : *C. hogei* montre une abondance très élevée dans la partie haute du Cofre de Perote (très nombreux individus à 3400 mètres d'altitude) qui pourrait découler d'une origine néarctique permettant une bonne adaptation aux contraintes d'altitude. Il faut noter que les *Cephalocyclus* ont des périodes d'activité très courtes, avec des émergences massives qui peuvent expliquer leur grande abondance dans les relevés si on piège au moment précis des émergences. *Neotrichonotulus inurbanus* et *O. indutulis* présentaient au contraire une très faible abondance ; ces espèces ont été trouvées seulement dans la partie haute du Cofre de Perote et du Pico de Orizaba, respectivement. *Oxyomus setosopunctatus*, *Planolinellus vittatus*, *Geomyphilus barrerai*, *G. pierai* et *Oscarinus indutulis* ont été trouvées sur les deux versants des montagnes échantillonnées et aux deux paliers d'altitude. On note pour les deux espèces de *Geomyphilus* une différence assez marquée dans leur abondance selon les paliers. Cela peut être dû au fait que sont des espèces pholéophiles et que l'effort d'échantillonnage a pu différer entre les sites échantillonnés car, même si on a suivi le même protocole pour obtenir le même nombre de terriers excavés pour chaque versant, chaque niveau d'altitude et chaque montagne, on n'a pas réussi à trouver les nids à chaque fois. En conséquence, on note une abondance plus grande de ces espèces au Cofre de Perote et à la Sierra Negra car c'est au niveau de ces montagnes que le protocole d'échantillonnage a été le plus représentatif, presque tous les nids qu'on a excavés abritant ces espèces.

Les genres avec un patron de distribution paléo-américain de montagne sont prédominants dans les parties hautes des montagnes échantillonnées. Il s'agit d'*Agrilinellus azteca*, *A. ornatus*, *Neotrichonotulus perotensis*, *Trichonotuloides glyptus*, *Onthophagus hippopotamus*, *Onthophagus*.

halffteri, *O. aerofuscus*, *O. chevrolati chevrolati*, *Ceratotrupes bolivari*, *Onthotrupes herbeus*, *O. nebularum* et *O. sallei*. Toutes ces espèces suivent un mode de colonisation horizontale car ce sont des taxons qui ont pénétré dans la ZTM et dans le SVT très anciennement (affinités avec l'Ancien Monde), avec des préférences écologiques pour les montagnes qui expliquent qu'on les rencontre dans les quatre massifs étudiés. Il existe cependant des différences d'abondance entre les versants et les niveaux d'altitude (moyenne ou très haute). *O. chevrolati chevrolati* est la seule espèce à se retrouver dans toutes les montagnes, sur tous les versants et aux deux paliers altitudinaux étudiés. Cette espèce est également abondante sur tout le Haut Plateau Mexicain (Arriaga *et al.* 2012). Dans le cas des Geotrupinae pris dans leur ensemble, on n'observe pas de préférence nette pour un versant particulier ou un niveau d'altitude défini. Par contre des différences individuelles apparaissent. *O. herbeus*, présent dans les quatre montagnes, a été trouvé en grande abondance sur le versant sous le vent du Pico de Orizaba, à 3500 mètres d'altitude (plus abondant en forêt, mais souvent aussi dans les pelouses et les zones ouvertes). Au Pico de Orizaba, *O. nebularum* quant à lui était plus abondant sur le versant au vent à 2700 mètres d'altitude et presque toujours en forêt, alors qu'à la Malinche c'était une espèce plutôt rare.

Dans certains cas on n'a que très peu d'informations sur les affinités des espèces, en particulier celles nouvellement décrites. C'est le cas de *Trichonotuloides alfonsinae* et *Trichonotuloides hansferyi* décrites par Dellacasa *et al.* (2014a). Si l'on s'en tient à ce que l'on connaît sur ce genre, *T. alfonsinae* pourrait rentrer elle aussi dans la catégorie des espèces à affinité paléo-américaine de montagne. On n'a cependant pas assez d'information pour se déterminer car c'est une espèce trop récemment décrite. *T. alfonsinae* a été retrouvée au Pico de Orizaba et à la Sierra Negra (versant sous le vent, zones avec buissons et pelouses en mélange, sur sol argileux). L'espèce a été collectée en juin en utilisant des pièges attractifs (excréments humains) et par chasse à vue, dans des crottins de cheval et de brebis, à 2700 mètres et 3400 mètres d'altitude.

Dans le cas de *Trichonotuloides hansferyi*, l'espèce a été trouvée au Cofre de Perote à 3200 mètres, sur le versant exposé au vent (humide). L'espèce a été collectée (piège attractif et crottin du cheval) en forêt, sur un sol très riche en matière organique. L'espèce est connue d'une autre localité située dans la partie basse du Cofre de Perote, également sur le versant au vent, ce qui pourrait indiquer une affinité biogéographique méso-américaine de montagne. L'espèce pourrait avoir évolué dans ce milieu de montagne mais sans être issue forcément d'une lignée de l'Ancien Monde. Dans ce cas elle pourrait avoir des affinités plutôt néotropicales. On pourrait émettre l'hypothèse que cette espèce découlerait d'une colonisation verticale mais l'information est actuellement insuffisante pour se prononcer.

Phanaeus amethystinus amethystinus et *Copris armatus* ont une affinité biogéographique méso-américaine de montagne, ces espèces s'étant différenciées dans les montagnes mexicaines. Un seul individu de *P. amethystinus amethystinus* a été trouvé lors notre étude (2700 mètres) du côté au vent au Pico de Orizaba. Les conditions environnementales et la gradualité avec laquelle celles-ci changent sur le versant Est de la montagne ont permis à cette espèce de monter un peu plus en altitude que ce qui était attendu. Cette espèce d'origine néotropicale a colonisé les zones d'altitude moyenne des montagnes étudiées. Ce fait, associé à ses relations avec des espèces affines présentant les mêmes caractéristiques, montre qu'il s'agit d'une espèce typique de montagne dont l'expansion a d'abord été conduite selon un processus de colonisation horizontale avant de se poursuivre selon un processus de colonisation verticale au niveau de chaque montagne. Quant à

C. armatus, l'espèce a été collectée seulement à La Malinche (sur les deux versants, partie inférieure entre 2700 et 3000 mètres) et à la Sierra Negra (quatre individus, versant sous le vent, 2700 mètres).

Au Cofre de Perote et plus particulièrement à la Malinche, on rencontre des espèces avec un patron de distribution typique du Haut Plateau (distribution paléo-américaine du Haut Plateau), qui sont capables de remonter au-dessus de 3000 mètres. Les conditions qu'on trouve sur ces volcans ne sont pas très différentes de celles qui prévalent sur le Haut Plateau Mexicain (Altiplano Mexicano) quant à la sécheresse, le type du sol et les vertébrés herbivores présents, ce qui pourrait expliquer la présence de ces espèces. De plus le paysage peu accidenté permet une diffusion plus homogène des espèces, sans barrières notables. C'est le cas pour *O. mexicanus* (2900 mètres à la Malinche) et *O. lecontei* (3100 mètres au Cofre de Perote). Ainsi, même si ces espèces arrivent à remonter un peu sur les pentes des montagnes concernées, cela reste une colonisation horizontale car elles n'ont pas eu à s'adapter à des conditions climatiques nouvelles.

En résumé, la faune de moyenne et haute montagne dans la partie orientale du SVT présente principalement une colonisation horizontale, déjà mentionnée par Lobo et Halffter (2000) pour les Aphodiinae. Les exceptions à ce mode de diffusion sont les espèces ayant des affinités néotropicales qui pénètrent dans les parties montagneuses selon un processus de colonisation verticale.

Bibliographie

- Arriaga-Jiménez A. (2010) *Distribución geográfica y riqueza de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeoidea) en el sureste seco del Altiplano Mexicano* (thèse de master) INECOL. A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Arriaga-Jiménez A. & Roy L. (2015). Co1 DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains. *Zookeys*, 512:77-88.
- Arriaga-Jiménez A., Moctezuma J.V.P., Rossini M., Zunino M, Halffter G. (en révision, 2015) A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with notes on its phylogeny and biogeography. *Zootaxa*.
- Arriaga A., Halffter G., Moreno C. (2012) Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2): 519-529.
- Angus R. B., Wilson C.J., Mann D.J. (2004) Chromosomal and aedeagal distinction between *Aphodius* (*Labarrus*) *lividus* Olivier, 1789 and *A. (L.) pseudolividus* Balthasar, 1941 (Col., Scarabaeidae, Aphodiinae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 140: 255-261.
- Barragán F., Moreno C. E., Escobar F., Bueno-Villegas J., Halffter G. (2014) The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography*, 41(10): 1991-2002.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1990) *Ecology, Individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Brown J. (1995) *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Cabrero-Sañudo F. J., Lobo J. (2009) Biogeography of Aphodiinae dung beetles based on the regional composition and distribution patterns of genera. *Journal of Biogeography*, 36: 1474-1492.
- Cabrero-Sañudo F. J., Dellacasa M., Martínez I., Lobo J.M., Dellacasa M.(2010) Distribución de las especies de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Aphodiidae) en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 26: 323-399.
- Cambefort Y. (1991) From saprophagy to coprophagy. Pp. 22-35. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 pp.
- Coates A. G., Collins L.S., Aubry M.P., Berggren W.A. (2004) The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene–Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*, 116: 1327–1344.
- CONABIO (2015) proyecto JM032. Distribución potencial en taxones hiperdiversos y poco conocidos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea): estimando la localización de nuevos taxones y el efecto de los cambios en los usos del suelo. Federico Escobar Sarria (coord).
- Craw R.C. (1982) Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: a radical view. *Systematic Zoology* 31: 304–316.
- Craw R.C. (1983) Panbiogeography and vicariancecladistics: Are they truly different? *Systematic Zoology* 32: 431–38.
- Craw R.C. (1988) Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. Pp. 405–435. In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London and New York.
- Craw R.C. (1989) Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 485-494.

- Craw R.C., Grehan J.R., Heads M.J. (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, New York and Oxford.
- Crisci J.V., Morrone J.J. (1992) Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, 6: 87 – 97.
- Croizat L. (1958) *Panbiogeography*, Vols 1 and 2. Published by the author, Caracas.
- Croizat L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H. (2001) Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 7: 161–174.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H., Philips, T.K. (2002) Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1217–1256.
- Dellacasa M. (1987) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 66: 1–456.
- Dellacasa M. (1988a) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 1–231.
- Dellacasa M. (1988b) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. First note. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 291–316.
- Dellacasa M. (1991) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Addenda et corrigenda (second note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 70: 3–57.
- Dellacasa M. (1995) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). Addenda et Corrigenda (third note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 74: 159–232.
- Dellacasa M., Dellacasa G. (2005) Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 84: 45–101.
- Dellacasa G., Bordat P., Dellacasa, M. (2001a) A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79: 1–482.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2008) *Agrilinellus*, new genus and four new species of Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*: 1–16.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2014a) Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 0383: 1–9.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2014b). *Oxyomus mariateresae* new species of Mexican Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 0343: 1–3.
- Edmonds W.D. (1994) Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 443: 1–105.
- Espinosa D., Llorente J. (1993) *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM, México. D.F., 131 p.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

- Gómez- Gómez B., López- Rojas J. (2004) Primer registro de *Geotrupes (Onthotrupes) onitidipes* Bates, 1887 para México (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *Entomotropica* (formerly *Boletín de Entomología Venezolana*), 19(1): 47-48.
- Gordon R. D., Skelley P.E. (2007) A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 79: 580 p.
- Halffter G. (1964a) La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter G. (1974) Éléments anciens de l'entomofaune néotropicale : ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*, 10: 223-262.
- Halffter G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna americana. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter G. (1978) Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 219-222.
- Halffter G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter G., Edmonds W. D. (1982) *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D.F., 176 pp.
- Halffter G., Favila M.E., Arellano L. (1995) Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
- Halffter G., Martínez A. (1962) Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel (Coleopt., Scarab., Geotrup.). *Ciencia*, 11(4): 145-159.
- Hanski I., Cambefort Y. (eds.) (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 pp.
- Henderson I. (1989) Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 495 – 510.
- Howden H.F. (1964) The Geotrupinae of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 39 : 2-91.
- Howden H.F. (1974) Additional records and descriptions of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 5(4): 567- 573.
- Howden H.F. (1980) Key to the Geotrupini of Mexico and Central America, with the description of a new species. *Canadian Journal of Zoology*, 58 (11): 1459- 1563.
- Howden H. F.(2003) Geotrupinae. Pp. 95-106. In: MA Morón (ed.), *Atlas de los escarabajos de México (Coleoptera: Lamellicornia: Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae)*, Vol. II, Argania Editio, Barcelona.
- Huerta J.L. (2015) Análisis ecológico y biogeográfico de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) asociados a madrigueras de tuzas (Rodentia: Geomyidae) en la ladera oriental de la montaña Cofre de Perote. Tèse de master (à soutenir). INECOL, A.C.
- ITIS (2015) Integrated Taxonomic Information System. <http://www.itis.gov/>
- Koleff P., Soberón J. et al. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies, In: *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, pp. 323-364.
- Krebs C.J. (1978) *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York.

- Lobo J., Halffter G. (1994) Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 62: 1-9.
- Lobo J.M., Halffter G. (2000) Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- López-Guerrero I., Zunino M., Halffter G. (2009). Taxonomic Use of Genitalic Characters in Mexican *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae): The Case of *Copris klugi sierrensis* Matthews and the *C. armatus* species complex. *The Coleopterists Bulletin*, 63(2): 203-212.
- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
- Marchisio R., Zunino M. (2012) Il genere *Copris* Müller: tassonomia, filogenesi e note di zoogeografia. *Word Biodiversity Monographs*, 2: 1-174.
- Martínez I., Lumaret J. P. (2003). Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). Pp. 15-18. In : Onore G., Reyes-Castillo P., Zunino M. (eds.) *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*, Julio 2000, Quito (ECU) Sociedad Entomologica Aragonesa, Zaragoza (SPA).
- Matthews E.G. (1961) A revision of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, 41: 1- 137.
- Matthews E.G. (1962) A revisión of the genus *Copris* Muller of the Western Hemisphere (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, 41: 31- 71.
- Matthews E.G. (1976) A revision of the Scarabaeine Dung Beetles of Australia III. Tribe Coprini. *Australian Journal of Zoology*, 24(38): 1- 52.
- Moctezuma V. (2014) Diversidad Biológica y Biogeográfica de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea y Siphidae) de dos montañas de la parte Oriental del Sistema Volcánico Transversal, México. Thèse de master, INECOL, A.C.
- Morrone J.J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76(2): 207-252.
- Philips T.K., Edmonds W.D., Scholtz C.H. (2004) A phylogenetic analysis of the New World tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): hypotheses on relationships and origins. *Insect Systematics and Evolution*, 35: 43–63.
- Pielou E.C. (1979) *Biogeography*. John Wiley, New York.
- Potts R., Behrensmeyer A.K. (1993) Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 419-541. In: A.K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues and S. L. Wing (eds.). *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rapoport E. H. (1975) *Aerografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Petrovitz R. (1961) Neue und verkannte Aphodiinae aus Allen Erdteilen (Col. Scarab.). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, 12: 99-135.
- Rös M., Escobar F., Halffter G. (2012) How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, 18(4): 377-389.
- Simberloff D. (1983) Biogeography: The unification and maturation of a science, Pp. 411-473. In: A.H. Brush y G.H. Clark (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Skelley P.E., Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R.D. (2007). Checklist of the Aphodiini of Mexico, Central and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 14: 1-14.
- Smith A.B.T. (2009) Checklist and Nomenclatural Authority File of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm. Version 4. Electronically published, Ottawa, Canada. 97 pp., available online at <http://museum.unl.edu/research/entomology/SSSA/nearctic.htm>
- Stebnicka Z., Howden H.F. (1995) Revision of Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegialiini and Proctophanini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae). *Invertebrate Taxonomy*, 9: 709-766.
- Trotta-Moreau N. (2010) Biodiversidad de los Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) en México. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. Tèse doctoral.
- Trotta-Moreu N., Montes de Oca E., Martínez I. M. (2007) Ecological and Reproductive characteristics of *Geotrupes* (Halffterius) *rufoclavatus* Jekel 1865 (Coleoptera: Geotrupidae: Geotrupinae) on the Cofre de Perote Volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, 61(3), 435-446.
- Trotta-Moreu N., Lobo J.M., Cabrero-Sañudo F. J. (2008) Distribución conocida y potencial de las especies de Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en México. *Acta Zoológica Mexicana* (ns), 24(2): 39-65.
- Trotta-Moreu N., Cabrero-Sañudo F.J. (2010) The species description process of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(2): 299-308.
- Trotta-Moreu N., Lobo J.M. (2010) Deriving a species richness distribution from the overlap of individual model predictions: The distribution of Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) species in Mexico. *Environmental Entomology*, 39: 42-49.
- Zunino M. (1981) Note su alcuni Onthophagus americani e descrizione di nuove specie, *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 6: 75-86.
- Zunino M. (1984) Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 2: 9-162.
- Zunino M., Halffter G. (1988) Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae). *Monografía IX*: 1-211. Museo Regionale di Scienze Naturali, Turín.
- Zunino M., Halffter G. (1997) Sobre Onthophagus Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 11: 157- 178.
- Zunino M., Halffter G. (2007) An analysis of the relationships between Onthophagus beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) and vertebrate burrows and caves. *Elytron*, 21: 17-55.

7. Relations intra- et interspécifiques, traits de vie de certaines espèces et précisions taxonomiques

Whenever I hear of the capture of rare beetles, I feel like an old war-horse at the sound of a trumpet. Charles Darwin

7.1. Mutualisme entre rongeurs et bousiers

Les Scarabaeinae étudiés ont pour certains une distribution large, couvrant différents niveaux d'altitude dans des stations à la végétation et aux sols variés. Toutefois certaines espèces sont plus étroitement spécialisées et peuvent même être étroitement liées à d'autres taxons, en particulier les mammifères (Escobar 1997 ; Deloya 2006). C'est le cas des espèces pholéophiles. Nous avons plus particulièrement étudié les relations de mutualisme entre des gauphres à poche (Geomyidae) et les bousiers qui exploitent leurs déjections à l'intérieur de leurs terriers, en particulier au niveau des nids et des latrines. La Figure 55 présente la disposition d'ensemble d'un terrier de gauphre, avec le nid proprement dit et les latrines. Ces coléoptères consomment les déjections accumulées dans les latrines et dans les nids (majoritairement occupés par la progéniture des rongeurs), contribuant ainsi à maintenir le nid propre. Les déjections sont en effet intégralement enterrées dans le plancher du terrier. Les nids de deux espèces de Geomyidae (*Cratogeomys merriami sensu lato* et *Thomomys umbrinus*) ont été échantillonnés, selon la méthodologie décrite précédemment (paragraphe 4.2.3 de cette thèse).

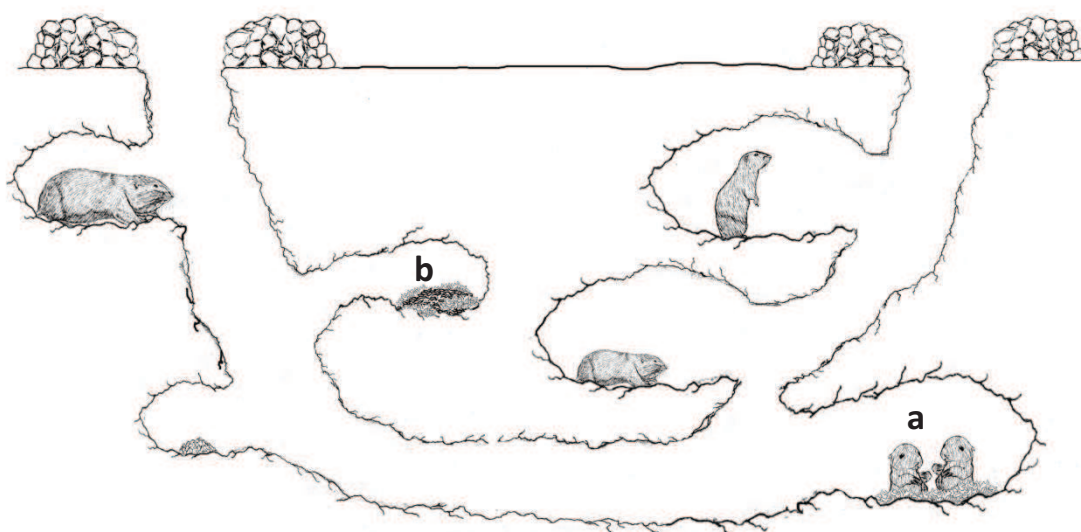


Figure 55. Représentation des galeries souterraines des gauphres à poche. Les coléoptères coprophages se rencontrent essentiellement dans la partie nid (a) et les latrines (b), dessiné par E. Arriaga.

Les gauphres à poche sont des rongeurs fouisseurs et herbivores qui creusent des terriers complexes dans des zones au sol profond, friable et rarement inondable (Chase *et al.* 1982 ; Patton 1990). Le gauphre à poche du sud *Thomomys umbrinus* (Richardson 1829) a une distribution allant du sud de l'Arizona jusqu'au Système Volcanique Transversal. *Cratogeomys merriami* (*sensu lato*) (Thomas 1893) est endémique du Mexique et localisé à des altitudes comprises entre 1800 et 4000 mètres (Monterrubio *et al.* 2000). Trois sous-espèces de *Cratogeomys* distribuées dans la partie centrale du Mexique, plus trois autres espèces décrites par Merriam (1895) ont été mises en synonymie sur le nom *C. merriami* par Russell (1968). Néanmoins, Haffner *et al.* (2005), en étudiant la variation chromosomale de ce complexe d'espèces, ont retenu *C. perotensis*, *C. fulvescens* et *C. merriami* comme des espèces valides.

Au cours de notre travail du terrain, nous avons cherché en priorité les nids des gauphres pour en extraire les insectes, sans nécessairement capturer ou voir tous les occupants des nids, ce qui aurait permis de les déterminer avec plus de certitude. Notre zone d'étude correspondant par ailleurs à la région où l'on a mis en évidence ce complexe d'espèces parmi ces rongeurs, nous avons décidé que pour notre travail on appellera *C. merriami* (*sensu lato*) tous les gauphres de grande taille n'appartenant pas au genre *Thomomys*.

Nous avons recueilli un certain nombre de renseignements sur ces rongeurs de la part de la population locale (habitants, éleveurs, cultivateurs), qui viennent compléter nos propres observations faites lors des différentes campagnes de terrain. Lorsque les populations des gauphres à poche se rencontrent dans des sites mitoyens d'habitats qui leur sont favorables (cultures, friches), on assiste à une colonisation rapide de ces nouveaux territoires. On constate en particulier que la distribution des espèces de Geomyidae sur les pentes des montagnes échantillonnées a commencé à changer. Par exemple, *C. merriami sensu lato* était censé être localisé dans des sites d'altitude moyenne (très abondant dans les cultures du Haut Plateau vers 2200 mètres, et jusqu'à environ 2700 mètres), pendant que *T. umbrinus* avait tendance à se cantonner plutôt à plus haute altitude (pelouses jusqu'à environ 3000 mètres). Mais actuellement, du fait du défrichement des forêts et la présence de cultures de plus en plus haut en altitude (au Pico de Orizaba jusqu'à 3500 mètres), il existe actuellement un chevauchement dans la répartition spatiale des deux espèces des gauphres. Cela signifie que les espèces pholéophiles peuvent voir leur amplitude d'habitat augmenter en parallèle avec ces changements.

En termes plus généraux, l'abondance des bousiers présents dans les nids de gauphres dépend de la quantité de ressources alimentaires disponibles, ainsi que de l'âge du nid. Des nids très anciens (mais avec encore quelques ressources) peuvent abriter encore quelques individus d'Aphodiinae ; d'une façon similaire, les nids très récents n'auront pas encore assez de ressources utilisables pour les coléoptères et on ne trouvera là aussi que quelques individus. Par contre, quand les nids sont frais (monticules de terre récemment accumulés à la sortie des galeries) et occupés par une femelle avec sa progéniture, la quantité de déjections est importante et sans cesse renouvelée et on a à chaque fois observé une richesse plus grande et surtout une forte abondance des bousiers. Dans de tels nids il n'est pas rare de trouver ensemble 3 ou 4 espèces de coprophages, chacune représentée par de nombreux exemplaires.

Lors de l'excavation des nids, les premiers insectes trouvés dans les galeries sont d'abord des coléoptères prédateurs (Histeridae et Staphylinidae). Ce n'est que plus profond et loin de l'entrée, en suivant les galeries, qu'on arrive au nid ou à une latrine avec les insectes coprophages (Fig. 56).



Figure 56. (a). Staphylinidae dans la galerie d'un terrier de Geomyidae, transportant une larve de Scarabaeidae, avec à côté un adulte d'*O. hippopotamus* ; (b). Staphylinidae ; (c). Excavation d'un terrier de *T. umbrinus* au Pico de Orizaba

Le Tableau 10 dresse, pour chaque massif montagneux, le bilan qualitatif des captures de coléoptères pholéophiles dans les nids de Geomyidae. Toutes ces données résument 3 ans de campagne de terrain. Même si l'effort d'échantillonnage était similaire entre les massifs, le succès pour arriver à trouver des nids de gauphres exploitables est resté aléatoire, d'où les différences constatées dans la quantité des nids échantillonnés et les données obtenues.

Tableau 10. Présence des espèces pholéophiles dans les quatre montagnes de notre zone d'étude.

Cofre de Perote				Malinche				Pico de Orizaba				Sierra Negra			
au vent (E)		sous le vent (W)		au vent (E)		sous le vent (W)		au vent (E)		sous le vent (W)		au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP	INF	SUP
<i>O. hippopotamus</i>		X	X	X		X		X		X		X			
<i>G. barrera</i>		X								X		X			
<i>G. pierai</i>		X	X	X								X		X	
<i>N. inurbanus</i>			X												
<i>N. perotensis</i>		X										X			

La biologie de ces espèces pholéophiles étant très mal connue (ou même inconnue), nous allons donner pour chaque massif montagneux le détail des captures dans les nids. Nous ne mentionnerons le nom du gauphre que lorsque celui-ci a été indiscutablement identifié (observation du rongeur sur le terrain ou capture).

7.1.1. Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres au Cofre de Perote

Au Cofre de Perote, on retrouve les 5 espèces pholéophiles de la liste globale (Tableau 10).

Dans un même nid de *T. umbrinus*, creusé au mois d'août 2012, à 3200 mètres d'altitude, en versant sous le vent, dans une zone de buissons, nous avons trouvé ensemble trois espèces : *Neotrichonotulus inurbanus*, *Geomyphilus pierai* et *Onthophagus hippopotamus* (adultes, larves et pelotes stercoraires ; Fig. 57).

Dans un nid de *C. merriami*, en juillet 2012, sur le versant au vent à 3200 mètres d'altitude, nous avons collecté de nombreux *N. perotensis* et *O. hippopotamus* (plus de 60 individus de chaque espèce).

Sur le même versant, au même mois et à la même altitude, mais dans un nid de *T. umbrinus*, on a trouvé *N. perotensis*, *G. pierai* et *O. hippopotamus*. Ce nid nous a permis de préciser les caractéristiques du nid de *T. umbrinus*. Le nid a été trouvé à une profondeur d'environ un mètre au-dessous de la surface ; les galeries étaient très étroites, souvent au-dessus de rochers enterrés ; nous avons trouvé deux chambres d'alimentation, l'une avec des aliments frais (tubercules et plantes) et l'autre avec des excréments, de la paille et de vieux végétaux. A quelques centimètres en dessous de cette chambre nous avons collecté *N. perotensis* et *G. pierai* (ce dernier plus abondant). Mais en excavant davantage le plancher de la chambre (d'environ 10-15 cm supplémentaires), nous avons trouvé des boulettes fécales contenant des individus d'*O. hippopotamus* et quelques Aphodiinae dans la masse fécale enfouie par *O. hippopotamus*, exactement comme cela avait déjà été décrit par Howden (1955) et Gordon & Howden (1973) (pour le détail du cleptoparasitisme voir la partie 7.2 de cette thèse).

Sur le même versant au vent (Est), à 3150 mètres d'altitude en juillet 2012, dans une pelouse proche d'une forêt d'*Alnus* et *Pinus*, dans un nid à environ un mètre de profondeur, nous avons trouvé quatre espèces de coléoptères coprophages : *N. perotensis*, *G. pierai*, *G. barrerai* (le plus abondant) et *O. hippopotamus* (adultes et larves). Sur le même versant, un peu plus haut (3200 mètres), l'excavation d'un terrier de *T. umbrinus* a permis la mise à jour d'un petit nid à environ 50 cm de profondeur avec quelques individus d'*O. hippopotamus*. De la même manière, nous avons trouvé uniquement des exemplaires d'*O. hippopotamus* dans un autre nid à 3000 mètres d'altitude, situé dans une pelouse.

A 3300 mètres, sur le versant du côté au vent (humide), on a excavé un terrier de *T. umbrinus* qui a permis de collecter *N. perotensis*, *G. pierai* (l'espèce la plus abondante), *G. barrerai* et *O. hippopotamus*. Le nid était très superficiel (en comparaison avec les autres), à 20 cm de profondeur seulement, petit et rond. Le plancher du nid était percé de tunnels recouverts par les excréments du rongeur et des détritiques végétaux. Ces tunnels aboutissaient à des amas d'excréments enfouis (entre 5 et 15 cm au-dessous du nid) où on a trouvé les Aphodiinae et les *Onthophagus*. Les masses d'excrément se trouvaient réparties sur toute la périphérie du nid.

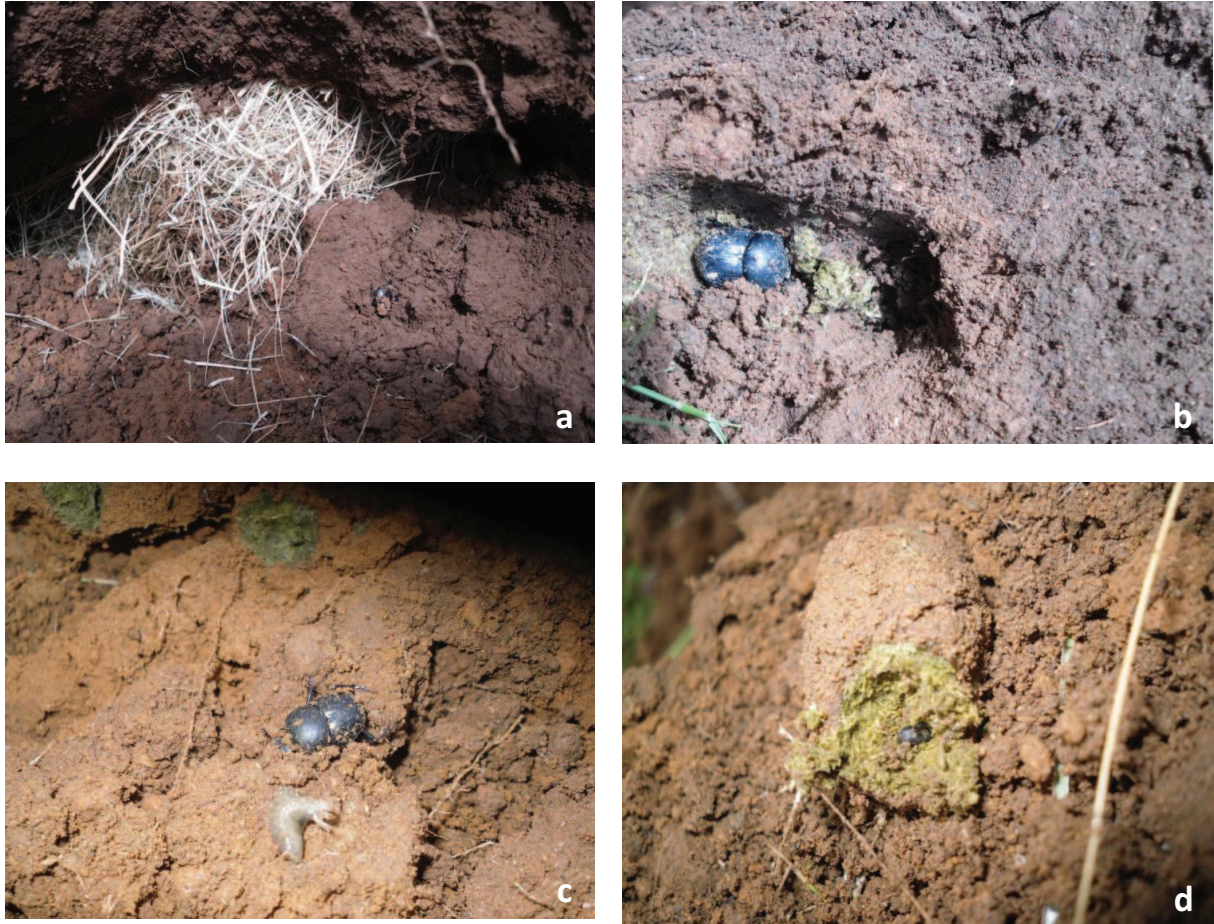


Figure 57. Excavation d'un nid de Geomyidae au Cofre de Perote : (a). Nid de *T. umbrinus* avec dans la terre au-dessous des coléoptères pholéophiles; (b). *O. hippopotamus* ; (c). Adulte et larve de *O. hippopotamus* ; (d). Pelote stercoraire avec un coléoptère à l'intérieur.

7.1.2. Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres à La Malinche

A la Malinche, nous n'avons échantillonné que deux espèces de coléoptères pholéophiles (*Geomyphilus pierai* et *Onthophagus hippopotamus*).

Sur le versant sous le vent, à 3045 mètres d'altitude, nous avons collecté *G. pierai* dans un nid situé à environ 30 cm de profondeur, localisé sous un buisson. Sur le même versant et à la même altitude, dans un autre nid beaucoup plus profond (1,5 mètre de profondeur ; Fig. 58 a), en creusant à 30 cm en dessous de la chambre du nid, on a collecté *O. hippopotamus* et *G. pierai*.

Dans un nid très superficiel (20 cm de profondeur) de *T. umbrinus*, sur le versant sous le vent de La Malinche à 3050 mètres d'altitude, nous avons trouvé quelques *O. hippopotamus*. Les insectes étaient disposés non pas au niveau du plancher de la loge, mais sur tout le pourtour du nid, à environ 10 cm de profondeur dans la paroi. Sur le même versant et à une altitude similaire, un autre nid un peu plus profond (40 cm) a fourni des individus d'*O. hippopotamus*. Les insectes étaient enterrés à 20 cm de profondeur sous la cavité qui abritait le nid du rongeur (Fig. 58 b et c).

G. pierai et *O. hippopotamus* ont pour leur part été échantillonnés dans une latrine d'un gauphre à 2700 mètres d'altitude, dans une pelouse. Le nid n'a pas pu être trouvé car les galeries continuaient trop en profondeur (Fig. 58 b).



Figure 58. Nids de Geomyidae à La Malinche : (a). Excavation pour accéder à un nid très profond à La Malinche ; (b). Galeries de Geomyidae à plus d'un mètre et demi de profondeur ; il a été impossible de trouver le nid du rongeur ; (c). Pelotes de ponte d'*O. hippopotamus* trouvées en-dessous du nid du Geomyidae ; (d). Vue transversale de la galerie d'accès au nid du gauphre.

7.1.3. Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres à la Sierra Negra

Nous avons retrouvé à la Sierra Negra 4 espèces de coléoptères associées aux nids des rongeurs : *Neotrichonotulus perotensis*, *Geomyphilus pierai*, *G. barrerae* et *Onthophagus hippopotamus*.

Sur le versant sous le vent (sec), *G. pierai* a été trouvé dans un nid de gauphre, dans une zone de pelouses à 3200 mètres d'altitude.

Sur le versant opposé (au vent) à 3400 mètres d'altitude, 3 espèces ont été capturées dans un nid situé dans une zone de pelouses entre des cultures : *N. perotensis* (très rare), *G. barrerae* et *G.*

pierai. Sur le même versant, à une altitude similaire mais dans un nid protégé par un buisson entre des lignes forestières, on a collecté en abondance *G.barreraei*, *G. pierai* et *O. hippopotamus* (Fig. 59).



Figure 59. Excavation de nids de gauchres à la Sierra Negra : (a). Nid très ancien et inoccupé, avec peu d'individus de *G. pierai* dans les déjections résiduelles; (b). Coupe d'une galerie au-dessous du nid ; (c). pelotes fécales du rongeur dans son nid.

7.1.4. Les Scarabaeidae coprophages inféodés aux nids de gauphres au Pico de Orizaba

Comme à la Malinche, avec notre plan d'échantillonnage, nous n'avons trouvé que deux espèces de coléoptères pholéophiles (*Geomyphilus barrerae* et *O. hippopotamus*) mais, à la différence de La Malinche où nous avons trouvé *G. pierai*, nous avons collecté *G. barrerae* au Pico de Orizaba.

Sur le versant au vent, seul *O. hippopotamus* a été capturé dans un nid de gauphre (Fig. 60 a).

Sur le versant sous le vent, à 3300 mètres, *O. hippopotamus* a été trouvé dans un nid qui était très superficiel (10 cm de profondeur, Fig. 60 b). Les insectes étaient plus en profondeur, à l'aplomb du nid à 15 cm au-dessous du plancher de la chambre. Sur le même versant, mais à une altitude moindre (2800 mètres), on a trouvé dans un nid de *T. umbrinus* (Fig. 60 c) des individus de *G. barrerae* dans les galeries situées à proximité du nid et dans le sol autour du nid, en compagnie d'*O. hippopotamus* (larves et adultes; Fig 60 d).



Figure 60. Nids de Geomyidae échantillonnés au Pico de Orizaba : (a). Excavation d'un nid, à 60 cm de profondeur ; (b). Nid très superficiel, à environ 10 cm de profondeur ; (c). *T. umbrinus* ; (d). Larve d'*O. hippopotamus* dans sa loge trophique ouverte.

D'une manière générale, les nids du gauphre *T. umbrinus* (quand on arrivait à identifier le propriétaire) avaient une forme ressemblant à celle d'une tortue, avec une galerie très étroite dont le diamètre allait s'élargissant pour prendre la forme d'un vase. Il faut mentionner que le fait de retrouver les coléoptères tout autour du nid dans la paroi permet de réduire la concurrence pour l'espace pour enfouir les déjections, car il y a déjà une compétition pour la ressource alimentaire.

Il est très fréquent de trouver dans les terriers des latrines recouvertes par de la terre, ou des nids anciens à côté de nids récents. C'est peut-être une façon pour les rongeurs de réutiliser les mêmes galeries, en changeant simplement la position du nid dans le terrier ou de la latrine quand ils ne sont plus utilisables. Nous n'avons pas trouvé une profondeur standard pour les nids : l'éventail est très large, de même que l'architecture du terrier. Les caractéristiques du substrat (dureté et pierrosité) contribuent très vraisemblablement au choix par le rongeur de la profondeur, mais nous avons trouvé des nids dans tous les types de sols et même dans des sites au substrat très rocheux.

Les nids qui présentent le moins de ressources trophiques pour les insectes coprophages (nids récents ou très vieux) sont presque toujours exclusivement colonisés par des Aphodiinae. Cela pourrait s'expliquer pour deux raisons : soit ces aphodiens sont capables d'utiliser de petites quantités d'excréments car ils sont de type endocopride (développement des larves au sein même de la masse stercorale) ; soit ils sont capables de se nourrir également d'autres détritiques en voie de putréfaction quand l'excrément manque. Notre hypothèse repose sur le fait que même dans des nids très vieux ou dans des chambres d'alimentation abandonnées on peut trouver quelques individus.

Le mode de dispersion de ces coléoptères n'est pas très clair, car leur association obligatoire avec les rongeurs fait que forcément ils suivent la même distribution que leurs hôtes. On peut penser que ces bousiers se déplacent d'un nid à l'autre quand il n'y a plus de ressources disponibles, ou après avoir émergé pour aller se reproduire dans un autre terrier. La collecte de ces espèces à l'extérieur des nids de rongeurs est presque nulle, même si cela reste du domaine du possible car ces espèces pourraient être attirées par un autre type d'excrément présent sur leur route lorsqu'ils se déplacent en direction d'un autre nid de gauphre. Cette hypothèse a fait l'objet d'une publication qui a été publiée en *Zookeys* (Arriaga- Jiménez & Roy 2015) sous forme de « short communication ». Dans le paragraphe suivant (7.1.5) nous présentons un résumé en français de cet article, ainsi que l'article correspondant.

7.1.5. Premières idées sur la phylogéographie de *Geomyphilus pierai* et *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) dans les montagnes mexicaines.

Dans le cadre d'une approche phylogéographique sur *Geomyphilus pierai* et *G. barrerai*, nous sommes en effet interrogés sur la façon qu'avaient ces insectes associés aux nids de rongeurs de se déplacer et se distribuer.

La plupart des espèces d'Aphodiinae ont des habitudes nutritionnelles associées aux déjections des vertébrés, montrant souvent un comportement endocopride. Les espèces de *Geomyphilus* sont endémiques de la région néarctique et ils ont associés à des terriers de rongeurs. Les rongeurs hôtes connus comprennent les gauphres à poche et les chiens de prairie. Au Mexique, on les rencontre dans les montagnes du Système Volcanique Transversal et dans la Sierra Madre Oriental. Notre étude vise à initier l'exploration de la dispersion de bousiers étroitement associés aux rongeurs fouisseurs. Ce travail est centré sur deux de ces espèces : *Geomyphilus pierai* et *G. barrerai*, échantillonnés à partir de terriers de gauphres. Afin de rendre possible l'estimation de l'ampleur de la dispersion de ces coléoptères, l'utilité de marqueurs moléculaires mitochondriaux et nucléaires pour l'étude de la structure de ce complexe phylogéographique d'espèces (*G. pierai*- *G. barrerai*) a été testée. Cela a été fait en mesurant la variation nucléotidique et en effectuant des analyses phylogénétiques sur des séquences obtenues à partir de 49 individus. Les bousiers ont été recueillis dans 21 nids de rongeurs répartis sur quatre montagnes différentes, dans la partie orientale du Système Volcanique Transversal. Une forte diversité nucléotidique intra-spécifique et intra-montagne a été mise en évidence à partir de cet échantillon en utilisant des séquences mitochondriales CO1 ; tandis que la séquence ribosomique nucléaire ITS2 n'a pas permis d'observer de variation informative. L'analyse phylogénétique mitochondriale a révélé que la délimitation précise entre les deux espèces étudiées était douteuse. Dans cette étude préliminaire, CO1 s'est révélé être un bon marqueur pour élucider les voies de dispersion des coléoptères associés aux rongeurs fouisseurs.

Ce travail a fait l'objet d'un article publié en *Zookeys* : Co1 DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains, par Arriaga-Jiménez Alfonsina et Lise Roy.

Voir ci-après cette publication.

CoI DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains

Alfonsina Arriaga-Jiménez^{1,2}, Lise Roy¹

1 UMR 5175 CEF, CNRS - Univ Montpellier - Université P. Valéry - EPHE, Route de Mende 34199 Cedex 5, France **2** Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, Mexico

Corresponding author: Alfonsina Arriaga-Jiménez (ponchis.arriaga@gmail.com)

Academic editor: Andrey Frolov | Received 23 March 2015 | Accepted 18 June 2015 | Published 6 July 2015

<http://zoobank.org/7691213B-9568-4881-8807-0384DB18ADAC>

Citation: Arriaga-Jiménez A, Roy L (2015) CoI DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains. ZooKeys 512: 77–88. doi: 10.3897/zookeys.512.9646

Abstract

Members of *Geomyphilus* are associated with rodent burrows, such as pocket gophers and prairie dogs. In Mexico, they are found in the mountains of the Mexican Volcanic Belt and in Sierra Madre Oriental. Our study aims to initiate the exploration of the dispersal modes of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* from burrows of pocket gophers. In order to estimate the dispersal scale of the beetles, the utility of mitochondrial and nuclear molecular markers for studying the phylogeographic structure of this complex of species (*G. pierai* and *G. barrerai*) was tested from 49 beetle individuals. High intraspecific and intra-mountain nucleotide diversity was captured from this sample using CoI mitochondrial sequences, whilst the ITS2 nuclear ribosomal sequence did not allow observing informative variation. Mitochondrial phylogenetic analysis revealed that the specific delineation between the two species under study was doubtful. In this preliminary study, CoI was shown to be a good marker for elucidating dispersal routes of the burrowing rodent-associated beetles.

Keywords

Dung beetles, pocket gophers, phylogeography, CoI, ITS, Mexico

Introduction

The subfamily Aphodiinae is one of the most diversified groups within the Scarabaeoidea (classification *sensu* Dellacasa et al. 2001) showing a worldwide distribution (Dellacasa 1987, 1988a, b, 1991, 1995) and having a remarkably high generic and specific diversity. The Aphodiinae are the predominant group in the communities of the dung beetles in the cold temperate areas of the Palearctic region (Hanski 1991) and also in the Nearctic region (Lobo 2000).

Members of *Geomyphilus* are endemic of the Nearctic region and are associated with rodent burrows. Common hosts include pocket gophers (Geomyidae) and prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys*), but some data indicate that rarer Aphodiinae species may be found in association with kangaroo rats (Heteromyidae: *Dipodomys*), voles (Cricetidae: *Microtus*), or other rodents (Gordon and Skelley 2007). In Mexico, members of *Geomyphilus* are found in the mountains of the Mexican Volcanic Belt (MVB) and in Sierra Madre Oriental, including the two presumed sibling species: *Geomyphilus pierai* (Lobo & Deloya, 1995) and *G. barrerae* (Islas, 1955).

While the habits and distribution patterns of their associated rodents are rather well-known (Demastes et al. 2002; Hafner et al. 2005; Fernández et al. 2014), these beetles' dispersal modes were unknown to date. Most of the southern pocket gophers, such as *Cratogeomys merriami* and *Thomomys umbrinus*, live at high elevations in the Mexican mountains. Their burrowing activity results in a net of galleries under the ground in many habitats of these mountains. The two species we are focusing on (*G. pierai* and *G. barrerae*) are known to live in close association with pocket gophers, with the beetles recurrently found nesting in and feeding on the rodent feces (Lobo and Halffter 1994, Deloya and Lobo 1995, Arriaga-Jiménez pers. obs.). These nidicolous species were up to now only found underground, inside the rodent nests, latrines or galleries, with very few exceptions. *Geomyphilus* beetles possess a priori functional wings, which could allow a long distance spread by flying. However, the fact that the beetles live in a close association with rodents and that they were mainly found underground suggests that these scarabs may present mainly a short distance spread by going through the gophers' galleries. Alternatively, the rarity of the collecting outside the burrows might be a result of undersampling due to the short flight period of the beetles.

We undertook a preliminary molecular study to investigate *Geomyphilus* dispersal modes and clarify whether the preferred route is underground or aerial. Measuring the amount of gene flow between the populations in different mountains could help understanding the spatial scale of the *Geomyphilus* dispersal. Indeed, one may presume that if the species are mainly moving within the rodent galleries, the gene flow between the populations in different mountains should be less than if they fly outside.

To initiate the exploration of the dispersal routes of coprophagous scarabaeids narrowly associated to rodents, the development of molecular genotyping is needed, allowing to characterize the population genetic structure at different spatial scales within

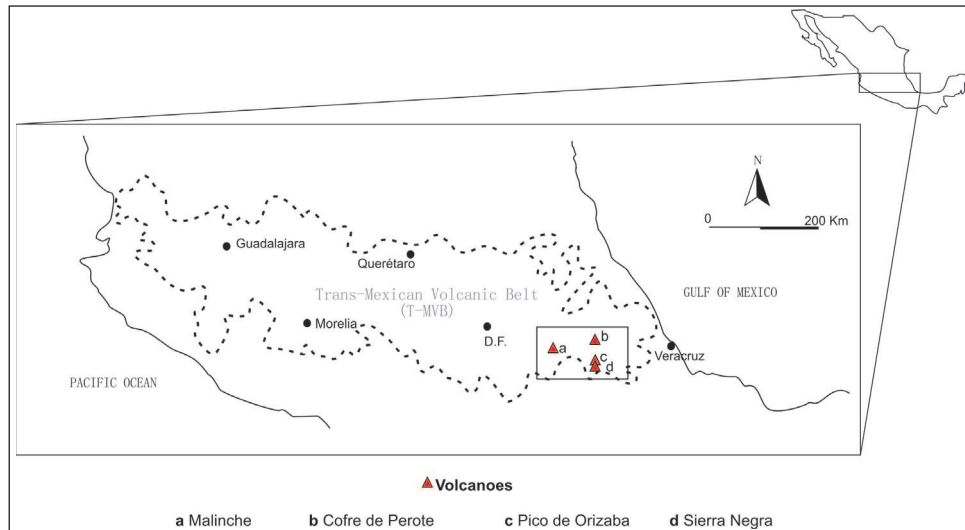


Figure 1. Sampled mountains are in the Eastern part of the Trans-Mexican Volcanic Belt: Malinche, Cofre de Perote, Pico de Orizaba and Sierra Negra.

at least one species living in rodent burrows. Candidate molecular markers should provide genetic variation detectable at spatial scales appropriate to assess aerial dispersal. We assumed that the aerial dispersal might allow individuals to quickly fly from one mountain to another, whilst the underground dispersal most likely would limit the beetle circulation to a single mountain or at most to the interconnected mountains. Therefore, we decided to work on the individuals sampled from the nests located in the different mountains of MVB.

Moreover, several species of the genus *Geomys* can be found together in the same gopher nest (Deloya and Lobo 1995, Gordon and Skelley 2007, Skelley et al. 2007, Arriaga-Jiménez, pers. obs.) and the two above cited species were recurrently found together in rodent nests by AAJ (during her PhD fieldwork). Because of such a co-occurrence and due to the rather difficult morphological discrimination between them, the interspecific molecular delineation was needed in first.

Here we present the results from a preliminary molecular investigation of *G. pierai* and *G. barrerae* aiming at (1) assessing interspecific molecular divergence and (2) testing molecular markers to allow phylogeographic studies to be performed in these species. We sequenced one mitochondrial and one nuclear DNA regions from individual beetles sampled from the burrows of pocket gophers (*C. merriami* and *T. umbrinus*) in four mountains of the MVB. The mountains under study were: La Malinche, Cofre de Perote, Pico de Orizaba and Sierra Negra (Fig. 1). The first one is separated from the others by the High Plateau, while the other three have some connectivity, especially Pico de Orizaba and Sierra Negra which are located next to each other.

Methods

To collect *Geomyphilus* beetles, the gopher nests were excavated (only those that seemed recently used). The galleries were followed up to find the nests and latrines where the dung beetles might be found. This sampling technique is very effort-consuming because the nests can be located very deep and they are not always found. Once the nests and latrines were reached, the organic matter was removed as well as the soil within 20 cm from it, and then all the soil was carefully inspected for scarabs. The depth of the nest and latrines varies depending on the type of soil, slope and surrounding vegetation. They were found from 30 cm to 1.5 m deep in different biotopes (scrublands and grasslands) in the studied mountains (Fig. 2). All the individuals were immediately transferred to 90% ethanol and conserved for further morphological identification and molecular analyses. All specimens examined were identified by Giovanni and Marco Dellacasa.

The DNA was extracted from ethanol-preserved specimens. Either of two different techniques were used, both designed to obtain molecular information while keeping voucher cuticle of each individual. For the first one, after complete evaporation of ethanol, the cuticle of each specimen was cut at two points on the prothoracic-meso-thoracic joint soft integument in order to facilitate the lysis of internal tissues. This was done with a sterile syringe needle on a glass slide before insertion of individual in a vial for proteinase K digestion. For the second technique, one leg was removed from the beetle, then put in an Eppendorf vial and crushed with a pestle. For both techniques, the entire cut individual or the crushed leg were immersed in 100 ml Buffer ATL + 15 ml Proteinase K and incubated for 19–30 h at 70 °C, before proceeding to the DNA purification using Qiagen's DNeasy Blood & Tissue Kit following the manufacturer's protocol. The specimens' cuticles (tech. 1) were conserved in glycerol and the body remaining (tech. 2) in ethanol as vouchers.

Checking congruence between phylogenetic topologies from genes with different transmission patterns such as mt DNA (maternal transmission) and nuclear DNA (biparental transmission) is useful to confirm cryptic species (see Donnelly et al. 2013). For this purpose, Co1 and ITS2 appeared to be good candidates, since they were shown to be variable both at the inter- and intraspecific levels in some scarab beetle genera (Wirta 2009). Two fragments from one mitochondrial protein-coding gene (Co1) and one nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS2) gene were amplified. Primer pairs used for amplification of Co1 were LCO_1490 and HCO_2198 (Folmer et al. 1994) or LEP-F1 and LEP-R1 (Hebert et al. 2004); and for the nuclear region ITS2 we used ITS2f (Navajas et al. 1998) and RhITSR (De Rojas et al. 2002).

Polymerase chain reaction (PCR) was performed using the Qiagen's Taq PCR Core kit. The following reagent concentrations were used for a final volume of 25 µL per tube: 1×PCR buffer, 0.036U/µl Qiagen Taq Polymerase, 300 µM dNTPs and 0.6 µM of each Co1 primer or 0.43 µM of each ITS2 primer, and 2.5 mM MgCl₂ for CO1 or 3.0 mM MgCl₂ for ITS2. For the Co1, thermal cycling parameters comprised



Figure 2. Example of the biotopes where the pocket gophers' burrows were dug: **a** scrubland in Malinche **b** grassland in Sierra Negra **c** pocket gopher nest at 50 cm depth **d** pocket gopher nest at more than 1.6 m depth.

an initial denaturation step of 10 minutes at 94 °C, followed by 5 cycles of 94 °C for 40 s, 49 °C for 60 s and 62 °C for 60 s, and 35 cycles of 94 °C for 40 s, 52 °C for 60 s and 62 °C for 60 s, with a final elongation at 62 °C for 10 min. For the ITS region, thermal cycling parameters comprised an initial denaturation of 10 minutes at 94 °C, followed by 5 cycles of 94 °C for 40 s, 56 °C for 60 s and 72 °C for 60 s, and 35 cycles of 94 °C for 52 s, 52 °C for 60 s and 72 °C for 60 s, with a final elongation at 72 °C for 10 min. Purification and sequencing was realized by Genoscreen (France, Lille) using a 96-capillary sequencer ABI3730XL.

Obtained DNA sequences were aligned using Muscle (Edgar 2004) in Seaview4.1 (Galtier et al. 1996). The absence of any stop codon was first checked in the Co1 sequence alignment. Maximum likelihood phylogenetic analyses were performed using PhyML (Guindon and Gascuel 2003) and nucleotidic diversities were compared between samples and between taxa using DNAsp 5.10.01 (Rozas and Rozas 1995; Librado and Rozas 2009). A median-joining network (Bandelt et al. 1999) of DNA fragments was constructed using NETWORK v4.5.1.6 (fluxus-engineering.com) to visualize the frequency and geographical distribution of Co1 haplotypes.

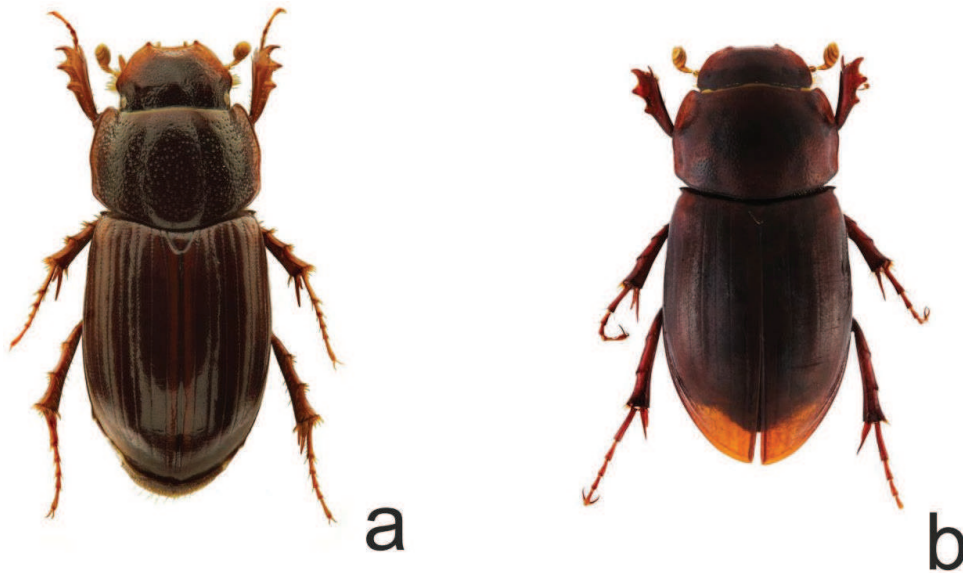


Figure 3. Habitus of adults **a** *G. pierai* **b** *G. barrerai*.

Results and discussion

In order to estimate the utility of the two DNA markers to assess the phylogeographic structure of this complex of species (*G. pierai* and *G. barrerai*; Fig. 3), a 700-bp Co1 fragment was obtained from 28 individuals and a ca. 830-bp ITS2 fragment from 47 individuals collected in 21 rodent nests distributed across the four different mountains of the MVB (total 49 sequenced individuals, see Online supplementary materials). Intraspecific and intra-mountain diversity was captured from this sample using mitochondrial sequences, not nuclear sequences (Table 1). Indeed, 17 Co1 haplotypes were recorded among individuals identified as belonging to either *G. pierai* or *G. barrerai*, with 46 polymorphic sites, a 4.1 mean pairwise percent of nucleotidic differences and a 0,963 Hd value (haplotype diversity). In contrast, 4 ITS2 haplotypes were recorded, with only 3 polymorphic sites (Figure 4). Not only differences were very scarce among the nuclear DNA fragments, but also a single haplotype was largely dominating, contrarily to what was observed in some other scarab species (e.g. Wirta 2009). No clear association between any mitochondrial lineages was noticed and the largely dominant haplotype was also found in the three outgroup individuals (*N. perotensis*). As a result, we considered this marker inappropriate to investigate phylogeographics in *Geomyphilus* spp. and only performed subsequent analyses on the Co1 dataset.

Species boundaries between *G. barrerai* and *G. pierai* were not confirmed either by mitochondrial or nuclear data. When considering concordance between morphological taxonomic assignation and molecular information, not only none of the 46 Co1 polymorphic sites and none of the 4 ITS2 polymorphic sites did

Table 1. Nucleotide diversity: (Pi, Dxy and Da) between *G. pterai* and *G. barrerae*.

Pi				
	Cofre-Vigas	Pico Orizaba	Sierra Negra	Malinche
Cofre Perote	-			
Pico Orizaba	0.02305	-		
Sierra Negra	0.01918	0.01622	-	
Malinche	0.02143	0.02083	0.0193	-
Dxy				
	Cofre-Vigas	Pico Orizaba	Sierra Negra	Malinche
Cofre Perote	-			
Pico Orizaba	0.02605	-		
Sierra Negra	0.025	0.01898	-	
Malinche	0.02615	0.02286	0.034	-
Da				
	Cofre-Vigas	Pico Orizaba	Sierra Negra	Malinche
Cofre Perote	-			
Pico Orizaba	0.00623	-		
Sierra Negra	0.01439	0.00725	-	
Malinche	0.01206	0.00765	0.02799	-

Table 2. Nucleotide diversity between *G. pterai*, *G. barrerae* and *N. perotensis*.

	Gb	Gp	Gb vs Gp	Gp vs Np	Gb vs Np
n	8	20	28 (20 and 8)	20/3	8/3
k	13.8570	14.5630	15.0030	30.6800	43.6000
Pi	0.0208	0.0219	0.0225	0.0461	0.0654
Dxy			0.0236	0.1250	0.1256
Da			0.0023	0.1141	0.1152

segregate accordingly, but also, the distribution of the two taxa across the Co1 topology was dispersed and intermingled, without any clade grouping together all individuals of any of them (Fig. 4). Although some other cryptic species (different than either *G. barrerae* or *G. pterai*) could eventually be revealed by using a more rapidly-evolving nuclear gene, the current specific delineation is most likely unable to match any actual sexual isolation between these current taxa. If two or more other cryptic lineages were confirmed by some other nuclear analyses, a wide morphological screening involving genotyped individuals from diverse origins would be required to improve specific description and allow determining whether any characters are both discriminant between these entities and stable within each of them. This is strengthened by the fact that higher nucleotidic diversity was found in Co1 sequences between mountains than between taxa (see Table 2). All that

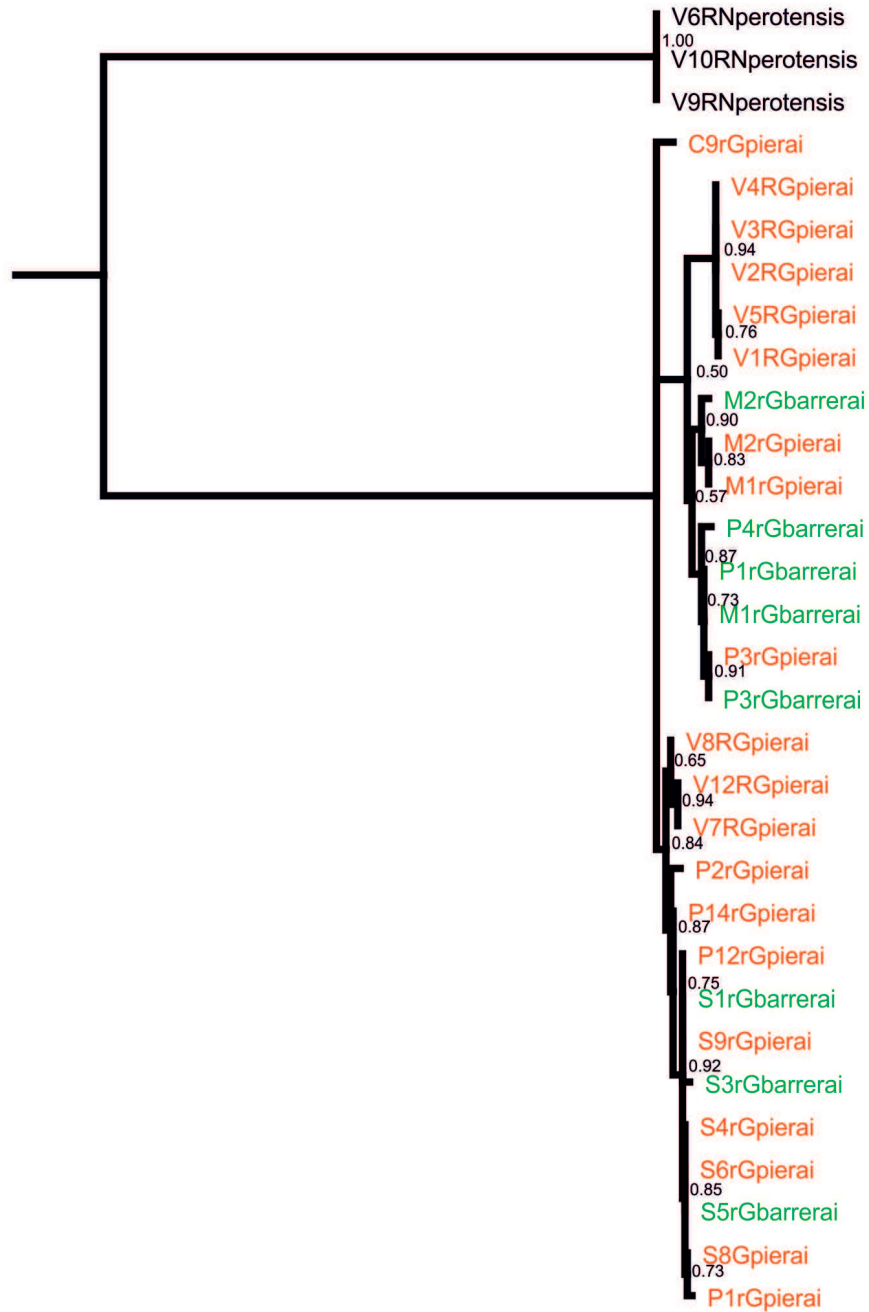


Figure 4. Label color indicates the morphological taxonomic assignment of each individual: red, *G. pierai*, green, *G. barrerai*, black, outgroup. Numbers at nodes are bootstrap values (500 rep.; only values ≥ 0.5 are provided).

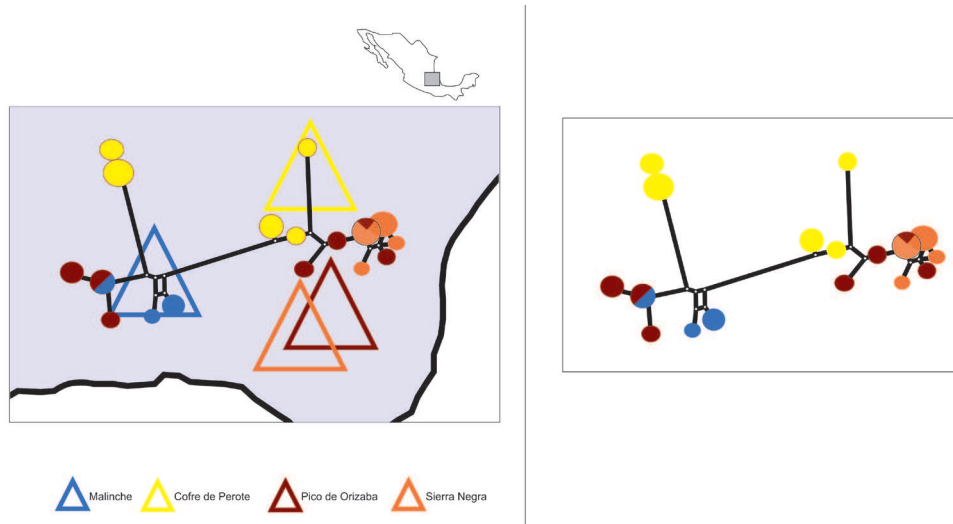


Figure 5. The size of the circles is proportional to the haplotype frequency. The length of links between haplotypes is proportional to the number of mutated positions. The median vectors that represent hypothetical intermediates or unsampled haplotypes are shown in small open dots. The haplotype circles' color corresponds to the sampling origin (one color per mountain).

strongly suggests that these two taxa represent either a single biological species or a differently structured species complex. As a result, *G. pierai* should be considered for synonymization with *G. barrerae* following the ICZN principle of priority.

Subsequently considering the sample as monospecific, so much variation in the Co1 sequence dataset, obtained from the present locally-restricted sample is promising, providing basic tools for further analyses. Besides, several different mitochondrial lineages were found within the beetle sample, with no clear correspondence between mountains and genetic structure (Fig. 5). Although a group of four close haplotypes could appear to be if not mountain specific, more or less place specific (see the right orange and brown clade sampled from the two closest mountains Cofre de Orizaba and Sierra Negra in Fig. 5), all the main clades group together haplotypes from two or three more or less distant mountains. More importantly, some Co1 haplotypes were found to be shared between individuals sampled from different mountains, including a priori non burrow-connected mountains (Malinche and Pico de Orizaba). Such an apparent lack of geographical structure at the Mexican Volcano Belt scale in a so diverse sequence dataset may suggest either that aerial spread commonly occurs or that some cryptic sub-structure exists, though no conclusion may be drawn from a so small sample. These preliminary results provided a first insight of the phylogeographic structure of the *G. pierai*/*G. barrerae* complex. A further study using at least Co1 as a marker on a much larger sample should help to elucidate dispersal routes and gene flow of these nidicolous rodent-associated beetles.

Acknowledgements

The authors thank Marco and Giovanni Dellacasa for the identification of all the material and M.A. Arnaud who assisted in the English proof-reading of the manuscript. J. L. Sánchez- Huerta and A. Aceves- Aparicio consent to include their pictures of *G. barrerai* and *G. pierai* as part of our paper. The fieldwork was funded by the Instituto de Ecología, the Societé d'Entomologie de France, with the Bourse Germain Cousin assigned to AAJ, and the doctoral school ED#60 of the University Paul-Valéry Montpellier. Fernando Escobar helped during the fieldwork. We thank the CEFÉ platform of molecular biology for the help and the facilities for the molecular work. We thank the reviewers and editor whose comments contributed to improve the final version of the manuscript.

References

- Demastes JW, Spradling TA, Hafner MS, Hafner DJ, Reed DL (2002) Systematics and Phylogeography of Pocket Gophers in the Genera *Cratogeomys* and *Pappogeomys*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 22(1): 144–154. doi: 10.1006/mpev.2001.1044
- Dellacasa M (1987) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Societa Entomologica Italiana* 66: 1–456.
- Dellacasa M (1988a) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Societa Entomologica Italiana* 67: 1–231.
- Dellacasa M (1988b) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Addenda et corrigenda. First note. Memorie della Societa Entomologica Italiana* 67: 291–316.
- Dellacasa M (1991) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Addenda et corrigenda (second note). Memorie della Societa Entomologica Italiana* 70: 3–57.
- Dellacasa M (1995) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). *Addenda et Corrigenda (third note). Memorie della Societa Entomologica Italiana* 74: 159–232.
- Dellacasa G, Bordat P, Dellacasa M (2001) A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Societa Entomologica Italiana* 79: 1–482.
- Deloya C, Lobo JM (1995) Descripción de dos nuevas especies mexicanas de *Aphodius* de los subgéneros *Platyderides* y *Trichonotulus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) asociados con *Pappogeomys perriami* (Rodentia: Geomyidae). *Folia Entomológica Mexicana* 94: 41–55.
- De Rojas M, Mora MD, Ubeda JM, Cutillas C, Navajas M, Guevara DC (2002) Phylogenetic Relationships in Rhinonyssid mites (Acari: Mesostigmata) Based on ribosomal DNA sequences: insights for the discrimination of closely related species. *Parasitology Research* 88: 675–681. doi: 10.1007/s00436-002-0647-y

- Donnelly RK, Harper GL, Morgan AJ, Orozco-Terwengel P, Pinto-Juma GA, Bruford MW (2013) Nuclear DNA recapitulates the cryptic mitochondrial lineages of *Lumbricus rubellus* and suggests the existence of cryptic species in an ecotoxicological soil sentinel. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 780–795. doi: 10.1111/bij.12171
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5): 1792–1797. doi: 10.1093/nar/gkh340
- Fernández JA, Hafner MS, Hafner DJ, Cervantes FA (2014) Conservation status of rodents of the families Geomyidae and Heteromyidae of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85(2): 576–588. doi: 10.7550/rmb.36710
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Galtier N, Gouy M, Gautier C (1996) SEAVIEW and PHYLO_WIN: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 543–548. doi: 10.1093/bioinformatics/12.6.543
- Gordon RD, Skelley PE (2007) A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the American Entomological Institute* 79: 580 pp.
- Guindon S, Gascuel O (2003) A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52(5): 696–704. doi: 10.1080/10635150390235520
- Hafner MS, Light JE, Hafner DJ, Brant SV, Spradling TA, Demastes JW (2005) Cryptic species in the Mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy* 86: 1095–1108. doi: 10.1644/05-MAMM-A-064R1.1
- Hanski I (1991) North temperate dung beetles. In: Hanski I, Cambefort Y (Eds) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA, 75–96.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janzen DH, Hallwachs W (2004) Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 12–17. doi: 10.1073/pnas.0406166101
- Librado P, Rozas J (2009) DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452. doi: 10.1093/bioinformatics/btp187
- Lobo JM, Halffter G (1994) Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): Implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* 62: 1–9.
- Navajas M, Lagnel J, Gutierrez J, Boursot P (1998) Species-wide homogeneity of nuclear ribosomal ITS2 sequences in the spider mite *Tetranychus urticae* contrasts with extensive mitochondrial COI polymorphism. *Heredity* 80: 742–752. doi: 10.1046/j.1365-2540.1998.00349.x
- Rozas J, Rozas R (1995) DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating Population Genetics parameters from DNA sequence data. *Computer Applications in the Biosciences* 11: 621–625. doi: 10.1093/bioinformatics/11.6.621

- Skelley PE, Dellacasa M, Dellacasa G, Gordon RD (2007) Checklist of the Aphodiini of Mexico, Central and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi* 0014: 1–14.
- Wirta H (2009) Complex phylogeographical patterns, introgression and cryptic species in a lineage of Malagasy dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 96(4): 942–955. doi: 10.1111/j.1095-8312.2008.01156.x

Supplementary material I

EMBL accession numbers of beetle DNA sequences

Authors: Alfonsina Arriaga-Jiménez, Lise Roy

Data type: DNA sequences

Explanation note: accession numbers (EMBL) of each Co1 and ITS DNA sequence obtained from beetle individuals and integrated into analyses in the present study.

Copyright notice: This dataset is made available under the Open Database License (<http://opendatacommons.org/licenses/odbl/1.0/>). The Open Database License (ODbL) is a license agreement intended to allow users to freely share, modify, and use this Dataset while maintaining this same freedom for others, provided that the original source and author(s) are credited.

7.2. Cleptoparasitisme: des relations de concurrence bousier- bousier

Le terme de cleptoparasitisme ou kleptoparasitisme vient du grec *kleptein* qui signifie voler ou dérober. La relation de cleptoparasitisme traduit une forme de parasitisme entre deux espèces, dans laquelle l'une prend ou dérobe la proie ou la ressource de l'autre. Dans les cas des coléoptères coprophages, il s'agit d'espèces de petite taille qui utilisent les pelotes stercoraires que des espèces de plus grande taille ont fabriquées et enfouies dans des nids pédotrophiques à l'intention de leur progéniture (Hanski & Cambefort 1991).

Nous avons observé à maintes reprises cette relation de parasitisme en excavant les nids de Geotrupini et de *Copris* lors des collectes directes d'insectes dans les sites d'étude pour compléter les listes faunistiques et noter les caractéristiques des nids de Scarabaeoidea. Nous nous sommes rendu compte qu'on retrouvait très souvent les mêmes espèces d'Aphodiinae et d'*Onthophagus* à l'intérieur des réserves accumulées par les Geotrupini et les *Copris* à destination de leurs larves. Ces relations de cleptoparasitisme sur des espèces américaines avaient été signalées par Gordon & Howden (1973), Hammond (1976) et Howden (1955). Nos observations et données nouvelles complètent ces travaux.

Nous présentons ci-après les caractéristiques des nids des espèces coprophages échantillonnées selon cette technique de chasse directe, avec les cleptoparasites rencontrés. Notre collecte a concerné tous les sites des quatre massifs volcaniques étudiés. L'excavation des galeries creusées par les insectes coprophages n'a pas toujours permis de collecter un insecte dans son nid, et les cas de cleptoparasitisme n'étaient pas systématiques.

7.2.1. Cas de cleptoparasitisme observés au Pico de Orizaba

Au fond des galeries d'*Onthophagus chevrolati chevrolati*, à 2700 mètres d'altitude, nous avons trouvé deux espèces cleptoparasites (*Gonaphodiellus opisthius* et *Oxyomus setosopunctatus*) au sein des pelotes fécales (crottin de brebis) accumulées par l'insecte.

De même, à 3400 mètres d'altitude sur le versant sous le vent (sec) du Pico de Orizaba, nous avons trouvé à 20 cm de profondeur plusieurs individus de deux autres espèces (*Agrilinellus azteca* et *A. ornatus*) dans les réserves (bouse de vache) accumulées par *Onthotrupes herbeus*.

A 3345 mètres, sur le versant au vent dans une zone avec des arbustes, nous avons déterré un couple d'*Onthotrupes nebulorum*. Leur terrier, de 50 cm de profondeur, était creusé sous une grande accumulation de bouse de vache. Plusieurs individus d'*O. chevrolati chevrolati* étaient présents dans les galeries du nid de ces Geotrupinae. Sur le même versant, légèrement plus bas en altitude (3200 mètres), également sous un arbuste, des individus d'*O. herbeus* ont été trouvés à 40-45 cm de profondeur, en même temps que plusieurs individus de *Cephalocyclus hoguei* et *A. azteca* à l'intérieur des réserves stercoraires accumulées par *O. herbeus*.

Sur le versant sous le vent, à 2700 mètres, sous un crottin de cheval, on a collecté *O. chevrolati chevrolati* dans des pelotes stercoraires d'*O. herbeus*. A partir des réserves d'excrément accumulées par cet *Onthotrupes*, *O. chevrolati* avait façonné ses propres pilules de ponte, tandis que des individus d'*A. azteca* et *A. ornatus* étaient également trouvés dans les pelotes stercoraires d'*Onthotrupes herbeus* (Fig. 61).

Enfin, à 2700 mètres sur le versant Est (au vent), dans une pelouse nous avons suivi une galerie sous une bouse et trouvé un nid d'*Onthotrupes nebularium*, avec deux individus. A l'intérieur des réserves d'excrément destinées aux larves d'*O. nebularium*, nous avons trouvé en mélange plusieurs espèces d'Aphodiinae : *Blackburneus guatemalensis*, *A. azteca* et *C. hogei*. Sur le même versant et à la même altitude, sous un buisson abritant une accumulation d'excréments de brebis, nous avons mis à jour plusieurs galeries d'*O. chevrolati chevrolati*. Une grande quantité d'excrément avait été enterrée, exploitée par des nombreux individus cleptoparasites : *Oxyomus setosopunctatus*, *Cephalocyclus hogei* et *B. guatemalensis*.

En définitive, le cleptoparasitisme au Pico de Orizaba est le fait de plusieurs espèces, majoritairement des Aphodiinae. Cependant une espèce comme *O. chevrolati chevrolati* peut voir ses réserves parasitées par des Aphodiinae, mais présenter aussi un comportement cleptoparasite au détriment d'une espèce plus grosse (Geotrupini) qui accumule dans son nid de grandes quantités d'excrément.



Figure 61. (a) Boule-nid d'*O. chevrolati chevrolati* (forme de poire distinctive) façonnée à partir des réserves accumulées par *O. herbeus*. Dans le même nid il y avait également des Aphodiinae cleptoparasites ; (b) *Onthotrupes herbeus*.

7.2.2. Cas de cleptoparasitisme observés à la Malinche

Sur le versant au vent, dans une zone de pelouses à 2900 mètres, nous avons excavé un nid de *Copris armatus* (15 - 20 cm de profondeur) avec à l'intérieur quatre boules-nids d'environ 2 cm de diamètre (Fig. 62 ; Fig. 63 a). Deux boules contenaient chacune un adulte ténéral; la troisième boule abritait une larve au dernier stade ; la quatrième boule était vide, mais avec un grand orifice circulaire signant la sortie précédente d'un adulte. Nous avons capturé plusieurs individus de *Blackburneus guatemalensis* qui exploitaient l'excrément abandonné à proximité dans la galerie d'accès à la chambre de ponte.

Sous un arbuste à 2700 mètres, sur le versant au vent, dans un autre nid de *C. armatus*, nous avons trouvé une femelle et trois boules-nids (Fig. 63 b). Il restait à côté des boules une quantité appréciable de matière stercorale tassée mais non utilisée qui aurait pu servir à former une quatrième boule-nid. C'est dans cette réserve que nous avons trouvé plusieurs individus d'*Agrilinellus ornatus* et *Gonaphodiellus opisthius* (Fig. 62 et Fig. 63c).

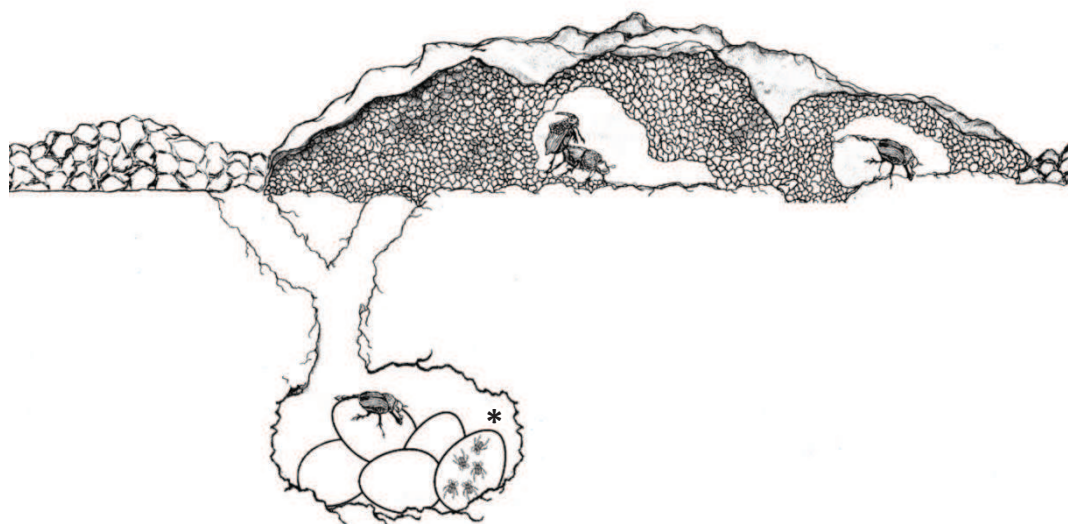


Figure 62. Représentation schématique du nid pédotrophique de *Copris armatus* avec les boules-nids à l'intérieur de la chambre de ponte, et la présence de cleptoparasites (*) qui utilisent une des masses fécales laissée par la femelle à l'intérieur du nid (schéma modifié de X. Moss (2015), par E. Arriaga).

Enfin, sur le versant sous le vent, en pleine forêt à 2800 mètres d'altitude, nous avons excavé un nid de *Ceratotrupes bolivari* (Fig. 63 d). L'insecte se trouvait à 50 cm de profondeur avec les réserves destinées à ses larves ; celles-ci étaient déjà colonisées par plusieurs cleptoparasites (*A. ornatus* et *B. guatemalensis*).

Le cleptoparasitisme observé dans ces montagnes ne suit pas un patron bien défini. On retrouve ce type de relations interspécifiques sur les deux versants et aux deux niveaux altitudinaux échantillonnés, même si cela concerne des espèces hôtes de tailles bien différentes (Tableau 11). Pour La Malinche et Pico de Orizaba, les espèces qui se font parasiter sont celles de grande taille et

les plus abondantes (à exception de *O. chevrolati* qui est abondante mais de taille moindre par rapport aux *Copris* ou aux Géotrupides). On aurait pu penser que les espèces de grande taille (avec des réserves stercorales plus volumineuses) seraient le plus victimes du cleptoparasitisme. Cependant les masses d'excrément enfouies par *O. chevrolati* sont d'un volume assez conséquent par rapport à la taille de l'insecte pour représenter une ressource trophique intéressante pour les Aphodiens. Dans ces milieux de montagne, avec une aridité parfois importante qui rend très vite inutilisable les déjections déposées en surface, la stratégie pour certaines espèces pourrait donc être de dérober la ressource à une autre espèce, en utilisant aussi l'effort que cette dernière a fourni pour creuser et enterrer la déjection qui est mise à l'abri en profondeur où elle bénéficie de conditions microclimatiques moins contraignantes qu'en surface. Dans le cas des espèces fousseuses qui peuvent enterrer leurs pelotes très profondément (*Copris*, Geotrupini), cela implique cependant un certain effort de la part du cleptoparasite pour accéder à la ressource enfouie et ressortir ensuite. Cela pourrait expliquer pourquoi on trouve souvent ensemble plusieurs espèces cleptoparasites dans les masses stercorales des *Onthophagus*, car les réserves trophiques sont relativement abondantes mais enterrées relativement proches de la surface.



Figure 63. Volcan de La Malinche : (a) Boules-nids de *C. armatus* trouvées dans un nid à la fin d'une galerie ; (b). individu de *C. armatus* dans sa boule ; (c) masse d'excrément dans une galerie de *C. armatus*, avec des Aphodiinae à l'intérieur ; (d) *C. bolivari* trouvé par collecte directe en dessous d'une bouse de vache.

Nos résultats sont plutôt des observations ponctuelles sur les traits de vie de ces espèces car notre étude n'était pas centrée sur ce type de relation. Néanmoins, ces résultats permettent d'apporter des informations utiles pour affiner l'écologie des espèces étudiées. Le Tableau 11 résume les relations observées entre les cleptoparasites et leurs hôtes.

Tableau 11. Espèces cleptoparasites avec identification de leurs hôtes au Pico de Orizaba et à la Malinche (pour les détails sur le versant et l'altitude, se reporter au texte).

cleptoparasite\hôte	Pico de Orizaba			Malinche	
	<i>O. chevrolati</i>	<i>O. herbeus</i>	<i>O. nebularum</i>	<i>C. armatus</i>	<i>C. bolivari</i>
<i>A. azteca</i>		x	x		x
<i>A. ornatus</i>		x		x	
<i>B. guatemalensis</i>	x		x	x	x
<i>C. hogeï</i>	x	x	x		
<i>G. opisthius</i>	x			x	
<i>O. setosopunctatus</i>	x				
<i>O. chevrolati ch</i>		x	x		

7.3. Relations de phorésie entre bousiers et acariens

Le terme de phorésie vient du grec *phorêsis* qui signifie porter. Il s'agit d'une interaction entre deux ou plusieurs espèces dont l'une est mobile et est capable d'effectuer des déplacements de plus ou moins grande ampleur d'un site à un autre tout en transportant temporairement une (ou plusieurs) autre(s) espèce(s) beaucoup moins mobile(s) ou même immobile(s). Dans le cas de la phorésie acarien-bousier, les acariens phorétiques (Macrochéliques et Uropodes) se font transporter par les coléoptères coprophages d'une bouse à une autre, où ils trouvent leurs proies (nématodes, œufs et larves de diptères) (Athias Binche 1994 ; Niogret *et al.* 2010 ; Glida & Bertrand 2002 ; Arriaga-Jiménez *et al.* 2014). Ces acariens sont capables de discriminer assez finement leur hôte et d'effectuer un choix parmi leurs transporteurs potentiels (Niogret *et al.* 2004, 2006).

Au Mexique on a décrit des espèces de deux genres de la famille des Macrochelidae, *Glyptolaspis* Filipponi & Pegazzano 1960 et *Macrocheles* Latreille, 1829, les plus abondants étant les *Macrocheles*. Berlese (1918), Evans & Hyatt (1963), Machado-Allison (1964) et Méndez-Olivo (1968) ont décrit des espèces d'acariens phorétiques, mais les travaux consacrés aux acariens phorétiques des bousiers au Mexique restent peu nombreux, contrairement à une information plus large disponible sur des acariens phorétiques des Passalidae (voir les travaux de Villegas *et al.*, et plus particulièrement Villegas *et al.* 2012), mais il s'agit là d'acariens de genres différents. C'est pourquoi, ayant eu l'occasion de collecter systématiquement les acariens présents sur le corps des insectes capturés dans le cadre de notre travail de terrain, nous avons voulu poursuivre, en collaboration avec des acarologues montpelliérains, l'œuvre des auteurs précédents, avec l'inventaire des espèces trouvées et la description de nouvelles espèces pour la science et le Mexique. Le matériel récolté étant très riche, de nombreuses espèces restent encore à décrire.

Au cours de notre travail de terrain et lors de l'identification du matériel biologique collecté, nous avons recueilli les acariens fixés sur les bousiers, en notant à chaque fois l'espèce-hôte. L'exploitation de ce matériel, effectuée avec l'aide de Michel Bertrand (acarologue, Université Paul-Valéry Montpellier), a permis de dresser une liste des acariens phorétiques des scarabéides coprophages présents dans la zone d'étude. L'exploitation des acariens collectés au cours des deux premières campagnes de terrain (2011 et 2012) a conduit à la rédaction d'une publication intitulée : "Les Macrochélides phorétiques des écosystèmes d'altitude du Mexique (Acari, Mesostigmata)" (Arriaga-Jiménez *et al.* 2014). Neuf espèces du genre *Macrocheles* ont été identifiées sur 40 des 1483 bousiers examinés, toutes phorétiques d'insectes de grande taille. Six sont nouvelles pour la science (Tableau 12). Certaines appartiennent au groupe « *dimidiatus* » qui est considéré comme un groupe endémique américain, plus particulièrement inféodé au genre *Phanaeus*, alors que notre échantillonnage a été effectué au-dessus de la limite altitudinale de distribution de ce genre. Les nouvelles espèces ont été décrites et illustrées. Il s'agit de *Macrocheles imeldae* n. sp., *M. violetae* n. sp., *M. simplissimus* n. sp., *M. simplisetosus* n. sp., *M. neomexicanus* n. sp. et *M. perciliatus* n. sp. Par ailleurs des compléments ont été apportés à la description de *M. filipponii* Evans & Hyatt (Arriaga-Jiménez *et al.* 2014). L'article complet (Arriaga-Jiménez *et al.* 2014) figure en Annexe 2 de cette thèse.

Tableau 12. Phoriontes et leurs hôtes par localité

phorionte/ hôte	Pico de Orizaba	Sierra Negra		Cofre de Perote		Xalapa
	<i>O. nebulorum</i>	<i>C. armatus</i>	<i>O. chevrolati</i>	<i>H. rufoclavatus</i>	<i>C. armatus</i>	<i>O. incensus</i>
<i>M. imeldae</i> Arriaga & Bertrand 2014	x					
<i>M. violetae</i> Arriaga & Bertrand 2014		x				
<i>M. simplissimus</i> Arriaga & Bertrand 2014			x	x		
<i>M. filipponii</i> Evans & Hyatt 1963					x	
<i>M. austramericanus</i> Evans & Hyatt 1963	x					
<i>M. simplisetosus</i> Arriaga & Bertrand 2014						x
<i>M. neomexicanus</i> Arriaga & Bertrand 2014						x
<i>M. perciliatus</i> Arriaga & Bertrand 2014		x				

Le Tableau 12 dresse la liste des acariens phorétiques récoltés avec leurs espèces associées de bousiers. Par ailleurs, lors de la dernière campagne de terrain (2013), nous avons continué à recueillir systématiquement les acariens trouvés sur les bousiers, mais en élargissant notre étude aux acariens présents dans les nids des rongeurs qui ont été échantillonnés. En effet nous n'avons jamais trouvé d'acarien phorétique sur les bousiers présents à l'intérieur des nids des gauphres, à l'inverse des espèces de coprophages colonisant librement en surface les excréments qui portaient de nombreux acariens. Notre hypothèse (à vérifier) est que la dispersion des acariens macrochéliques présents dans les nids des rongeurs est peut-être assurée par les rongeurs eux-mêmes, car les jeunes gauphres lorsqu'ils quittent les nids vont plus loin et plus vite. Ce travail taxonomique, alliant les outils de la biologie moléculaire et de la morphologie comparée classique est encore en cours. Si notre hypothèse était confirmée, nous pourrions avoir ainsi plusieurs espèces de *Macrochelidae* que l'on trouverait à la fois à l'intérieur des nids des rongeurs (mais pas sur le corps des insectes pholéophiles) et à l'air libre. Ceux-ci utiliseraient deux transporteurs distincts : les gauphres pour sortir des nids souterrains, et les bousiers à l'extérieur pour passer d'une bouse à l'autre. Ce travail, qui n'est pas achevé, ouvre des pistes de recherche prometteuses qui seront exploitées en prolongement de ce travail de thèse. Selon Hoffman et López-Campos (2000), même si les acariens phorétiques au Mexique se trouvent généralement sur des scarabéides et des mouches, quelques-uns sont devenus aussi phorétiques de mammifères (dans notre cas, les gauphres à poche). Une espèce de *Macrocheles* (signalée mais sans description) a été trouvée dans un nid du *Cratogeomys* au Mexique (Hoffman & López-Campos 2000). Cela pourrait être l'une des espèces que nous avons prélevées au cours notre dernier échantillonnage, en cours d'étude.

Halffter avait collecté en 1971 des individus de *Glyptolaspis americanus* dans une boule-nid de *Phanaeus daphnis* à Tepoztlán, Morelos (Hoffman *et al.* 1972), ce qui constituait la première citation de cette espèce pour le Mexique. Quand on compare nos données avec celles d'Halffter (prélèvements à Catemaco et Chiapas) (Tableau 13), on peut se rendre compte qu'il n'y a pas d'espèces en commun, et qu'à partir de ses collectes plusieurs nouvelles espèces avaient déjà été décrites. Le fait de ne pas trouver d'espèces en commun n'est pas étonnant car ses collectes ont été faites dans des régions au climat à tendance tropicale, tandis que nos prélèvements ont été effectués en altitude sur les montagnes. Le seul point commun, comme dans presque tous les cas où on trouve des acariens phorétiques sur des bousiers, est qu'en général ces acariens choisissent plutôt des transporteurs de grande taille. Cela a été le cas pour nous aussi, bien que nous ayons trouvé aussi des *Macrocheles* sur des Onthophages.

A l'exception d'espèces phorétiques très cosmopolites (comme *M. muscadomesticae*, *M. insignitus*, *M. merdarius* et *M. penicilliger*) que l'on trouvera dans des environnements très variés et sur différents types d'hôtes, notre hypothèse est que les autres espèces auront une distribution plus restreinte car elles dépendront de leur hôte pour se déplacer. Si on part du principe que les acariens peuvent discriminer dans de nombreux cas leurs transporteurs potentiels (Niogret *et al.* 2004 ; Niogret *et al.* 2006), il est possible qu'on puisse trouver des espèces très spécialisées sur un type de transporteur, et d'autres moins spécialisées qui pourront passer d'un hôte à l'autre. La question reste pour l'instant non résolue, mais les analyses à venir sur les acariens prélevés dans les nids des rongeurs, en comparaison avec les espèces trouvées à l'extérieur (transportées par les bousiers) pourraient apporter un début de réponse.

Ces pistes de recherche restent à explorer, en parallèle avec l'étude écologique et biogéographique des bousiers d'altitude à poursuivre. Les acariens passant d'un hôte à l'autre peuvent en effet renseigner sur les voies de dispersion de leur hôte, comme cela avait été évoqué comme hypothèse par Bertrand *et al.* (2008, 2013) à propos d'acariens parasites de lézards.

Table 13. Espèces de phoriontes de la famille de Macrochelidae trouvées au Mexique sur des bousiers (d'après Machado- Allison 1964, Méndez- Olivo 1968, Halffter & Matthews 1966) * (les espèces avaient été collectées par Halffter à Catemaco et au Chiapas).

	<i>Dichotomius carolinus</i>	<i>Canthon indigaceus</i>	<i>Copris lugubris</i>	<i>Canthon humectus</i>	<i>Phanaeus mexicanus</i>	<i>Phanaeus scintillans</i>	<i>Phanaeus amythaon</i>
<i>Macrocheles dimidiatus</i> Berlese, 1918							X
<i>M. mexicanus</i> Evans & Hyatt 1963							
<i>M. austroamericanus</i> Evans & Hyatt 1963						X	
<i>M. halffteri</i> Machado- Allison 1964	X*	X*					
<i>M. hechti</i> Machado- Allison 1964			X*		X*		
<i>M. boneti</i> Méndez- Olivo 1968	X		X*				
<i>M. hoffmannae</i> Méndez- Olivo 1968				X			
<i>M. jalisciensis</i> Méndez- Olivo 1968	X						
<i>M. muscaedomesticae</i> Méndez- Olivo 1968							
<i>M. pelaezi</i> Méndez- Olivo 1968	X*						
<i>M. veracruzensis</i> Méndez- Olivo 1968	X*						

7.4. Description de nouvelles espèces d'insectes coprophages dans la partie Est du SVT

Notre étude sur ces quatre volcans de la partie Est du SVT, au Mexique, a conduit également à la découverte et à la description de plusieurs espèces nouvelles pour la science. Il s'agit d'*Onthophagus bolivari* Moctezuma, Rossini & Zunino, de *Trichonotuloides alfonsinae* et de *T. hansferyi* Dellacasa M., Dellacasa G. & Gordon R.D. 2014.

L'article portant sur la description d'*Onthophagus bolivari* Arriaga-Jiménez, Moctezuma, Rossini, Zunino & Halffter a été soumis à *Zootaxa* en 2015 et il est actuellement en révision : "A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone".

Par ailleurs, nos collectes ont permis la découverte de deux nouvelles espèces d'Aphodiinae, décrites par M. Dellacasa, G. Dellacasa & R.D. Gordon en 2014 : « Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) ». Il s'agit de *Trichonotuloides alfonsinae* et *T. hansferyi*, la première nous ayant été dédiée par les auteurs. Cette publication qui dérive de notre travail de prospection figure en Annexe 4 de cette thèse.

7.4.1. Découverte d'*Onthophagus bolivari*, une nouvelle espèce de la ZTM

La description d'*Onthophagus bolivari* a fait l'objet d'un article scientifique soumis à *Zootaxa* et il est actuellement en révision (Arriaga-Jiménez, Moctezuma, Rossini, Zunino & Halffter "A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone"). Cet article figure en Annexe 3 du document de la présente thèse.

Le genre *Onthophagus* est l'un des mieux représentés dans notre étude, avec 42% des individus capturés. La nouvelle espèce décrite dans cet article appartient au groupe *chevrolati*, plus particulièrement au complexe *undulans* qui comprend des espèces de montagne caractéristiques du Système Volcanique Transversal et de la chaîne montagneuse de la Sierra Madre del Sur (Mexique). Dans ce travail nous donnons la répartition géographique et écologique de cette nouvelle espèce, discutons de ses liens avec les autres espèces du complexe *undulans*, permettant d'émettre des hypothèses sur l'évolution de sa répartition géographique. *Onthophagus bolivari* n. sp. a été trouvée sur deux volcans très proches l'un de l'autre dans le Système Volcanique Transversal. Cependant, malgré des efforts de prospection intenses, l'espèce n'a pas été collectée dans les montagnes proches de sa localité type, située dans le SVT. *O. bolivari* occupe l'extrémité la plus orientale de l'aire du complexe *undulans* (Fig. 64), l'espèce n'ayant cependant pas été trouvée au Pic d'Orizaba ni au Cofre de Perote. Il ne semble pas y avoir de chevauchement d'aire avec l'une ou l'autre des autres espèces du complexe *undulans*, *O. bolivari* étant distante des autres espèces d'au moins 90 km en ligne droite, ce qui correspond à une zone où l'altitude est de l'ordre de 2500 m, avec un ensemble de formations végétales où les forêts de pins et de sapins alternent avec des pelouses alpines et des matorrals. *O. bolivari* occupe une gamme d'altitudes comprises entre 2500 et 3200 m. Il convient de souligner que son aire de distribution actuelle est scindée en deux par une bande d'environ 10 km de large entièrement occupée par des cultures, séparant le volcan La Malinche du volcan El Pinal. L'espèce est relativement euryèce. On la trouve aussi bien dans les pâturages naturels et les pelouses cernées par des terres agricoles, que dans des zones plus embroussaillées, des plantations de cactus et des forêts de pins, de forêts mixtes de chênes-sapins, d'aulnes et de cyprès. L'espèce a été capturée en utilisant des pièges appâtés avec des excréments et avec de la charogne, ce qui témoigne d'une certaine tolérance écologique.

Les données actuellement disponibles soutiennent l'hypothèse de Zunino et Halffter (1988) sur l'évolution de ce complexe d'espèces, qui serait lié aux fluctuations climatiques au cours des glaciations quaternaires successives qui ont favorisé une alternance de dispersion et de fragmentation des aires des espèces, souvent accompagnée de spéciation vicariante, phénomène particulièrement évident dans le Système Volcanique Transversal. Dans ce cadre d'interprétation, nous pouvons supposer que dans des conditions de climat plus froid que l'actuel, l'ancêtre commun d'*O. bolivari* et d'*O. aztecus* a pu atteindre les contreforts du volcan La Malinche. Une augmentation des températures lors de la période qui a suivi a pu avoir fragmenté cette paléo-distribution, à l'origine de la différenciation en deux clades. L'interposition du « Petit âge glaciaire » le plus récent, entre 12 000 et 8000 années avant l'Actuel, pourrait être responsable de la dispersion secondaire d'*O. bolivari* vers El Pinal, tandis que la fragmentation de son aire actuelle de distribution serait un fait secondaire très récent, lié aux activités humaines.

Une analyse phylogénétique de ce complexe d'espèces, en utilisant des outils de la biologie moléculaire, pourra sans doute éclaircir davantage les relations entre ces espèces.

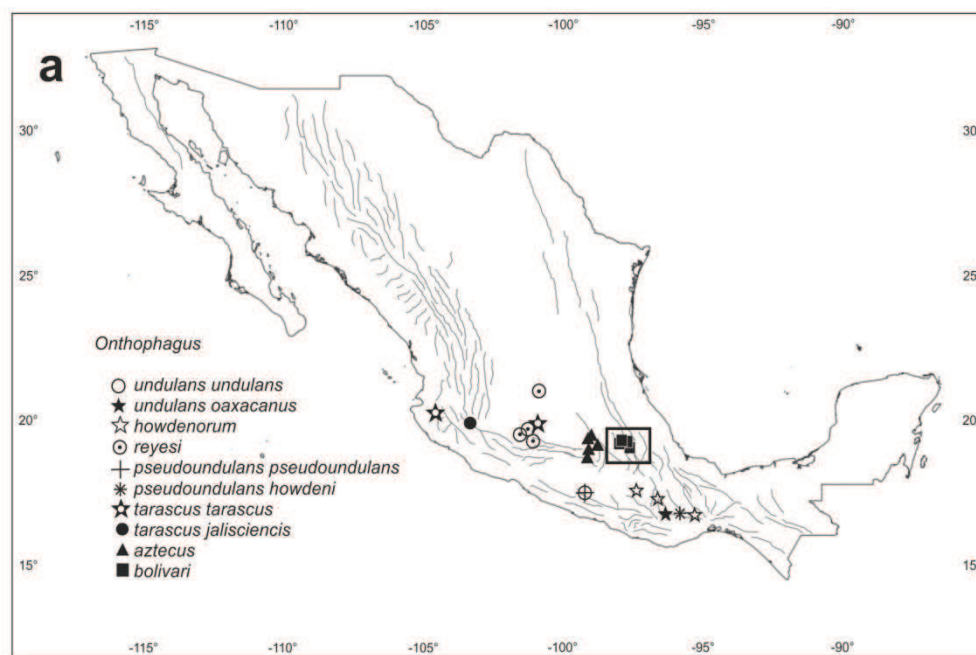


Figure 64. Distribution des espèces d'*Onthophagus* du groupe *undulans*. Dans le carré figurent les stations de collecte d'*O. bolivari*, dans la partie orientale du SVT (Malinche et El Pinal).

7.4.2. Découverte de *Trichonotuloides alfonsinae* et *T. hansferyi*, deux nouveaux Aphodius de la ZTM

Deux espèces nouvelles d'Aphodiinae ont été décrites par M. Dellacasa, G. Dellacasa & R.D. Gordon en 2014 (« Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) »). Parmi ces deux espèces (*T. alfonsinae* et *T. hansferyi*), la première nous a été dédiée par les auteurs. Cette publication (en Annexe 4 de cette thèse) se réfère au matériel que nous avons collecté lors de nos prospections sur le terrain. *T. alfonsinae* a été trouvé au Pico de Orizaba et à la Sierra Negra, entre 2800 et 3400 mètres d'altitude, pendant le mois de juin 2012 (chasse directe dans des crottins de brebis et de cheval). *T. hansferyi* a été collecté au Cofre de Perote, à 3200 mètres, dans un piège avec appât humain.

Bibliographie

- Athias Binche F. (1994) *La phorésie chez les acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs*. Editions du Castillet, Perpignan, France, 178 pp.
- Berlese A. (1918) Centuria quarta de acari novi. *Redia* 13: 115-192.
- Bertrand M., Cole N., Modry D. (2008) Adaptation in parasitic mites: spread by the host or stay with the host. Pp. 137-146. In: M. Bertrand, S. Kreiter, K.D. McCoy, A. Migeon, M. Navajas, M.-S. Tixier, L. Vial (eds.), *Integrative Acarology. Proceedings of the 6th European Congress*, European Association of Acarologists publication, 2008.
- Bertrand M., Kukushkin O., Pogrebnyak S. (2013) A new species of mites of the genus *Geckobia* (Prostigmata, Pterygosomatidae), parasitic on *Mediodactylus Kotschy* (Reptilia, Gekkota). *Vestnik zoologii*, 47(2): e-1—e-13.
- Chase J. D., Howard W.E., Rosperry J.J. (1982) Pocket gophers (Geomyidae). Pp. 239-255. In: J.A. Chapman & G. A. Feldhamer (eds.), *Wild mammals of North America*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2014a) Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 0383: 1-9.
- Deloya C. 2006. Escarabajos fitófagos del bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (Coleoptera: Scarabaeoidea). Pp. 81-98. In: Castro-Ramírez A.E., M.A. Morón & A. Aragón (eds.), *Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Escobar F. (1997) Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19: 419-430.
- Evans G.O., Hyatt K.H. (1963) Mites of the genus *Macrocheles* Latr. (Mesostigmata) associated with coprid beetles in the collections of the British Museum (Natural History). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 9: 327-401.
- Glida H., Bertrand M. (2002) The occurrence of *Macrocheles* mites (Acari: Macrochelidae) in relation to the activity of dung beetles: a field study in Southern France. Pp. 235-240. In: Bernini F., Nannelli R., Nuzzacci G., De Lillo E. (eds.), *Acarid Phylogeny and Evolution. Adaptations in mites and Ticks*. Kluwer Academic Publishers NL.
- Gordon R.D., Howden H.F. (1973) Five new species of Mexican *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with *Thomomys umbrinus* (Geomyidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 66: 436-443.
- Hafner M. S., Light J.E., Hafner D.J., Brant S.V., Spradling T.A., Demastes J.W. (2005) Cryptic species in the Mexican pocket gopher *Cratogeomys merriami*. *Journal of Mammalogy*, 86: 1095–1108.
- Hammond PM (1976) Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Perringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung beetles. *Coleopterist Bulletin*, 30: 245–249
- Hanski I., Cambefort Y. (eds.) (1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 pp.
- Hoffmann A., De Barrera I.B., Méndez C. (1972) Nuevos hallazgos de ácaros en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 33: 151-159.
- Hoffmann A., López-Campos G. (2000) *Biodiversidad de los ácaros en México*. CONABIO-UNAM, México, D.F.
- Howden H.F. (1955) Cases of interspecific "parasitism" in Scarabaeidae (Coleoptera). *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 31: 64-66.
- Machado-Allison C.E. (1964) Tres nuevos ácaros Mesostigmata entomófilos de México Diplogyniidae y Macrochelidae. *Ciencia, México*, 23: 152- 158.

- Méndez Olivo C. (1968) Notas sobre Macrocheles de México (Acari: Macrochelidae). *Annales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México*, 15: 135- 183.
- Monterrubio T.C. (1995) Biología y distribución de la Tuza Queretana *Cratogeomys neglectus* (Rodentia: Geomyidae) en Pinal de Amoles, Quereétaro, México. B.S. thesis, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco; División de Ciencias Biológicas y de la Salud, 71 pp
- Niogret J., Bertrand M., Glida H., Lumaret J.-P. (2004) Dung or beetle that is the question. Olfactory sensitivity, a significant trait of life of the phoretic mite *Macrocheles perglaber* (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae). *Phytophaga*, 14: 215-222.
- Niogret J., Lumaret J.-P., Bertrand M. (2006) Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata) and *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae) *Chemoecology*, 16(3): 129-134.
- Niogret J., Lumaret J.-P., Bertrand M. (2010) Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Pp. 343-347. In: Sabelis Maurice W., Bruin J. (eds.), *Trends in Acarology*. Proceedings of the 12th International Congress, 1st Edition, Springer, Dordrecht, 650 p.
- Patton J.L. (1990) Geomyid evolution: the historical, selective, and random basis for divergence patterns within and among species. Pp. 49-69. In: E. Nevo & O.A. Reig (eds.). *Evolution of subterranean mammals at the organism and molecular levels*. Wiley-Liss, New York.
- Russell R.J. (1968) Revision of pocket gophers of the genus *Pappogeomys*. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 16: 581–776.
- Thomas O. (1892) Diagnosis of a new Mexican *Geomys*. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 6, 10: 196–197.
- Villegas-Guzmán G.A., Francke O.F., Pérez T.M., Reyes-Castillo P. (2012) Co-adaptation between mites (Arachnida: Clinckowstroemiidae) and Passalidae beetles (Insecta: Coleoptera). *Revista de Biología Tropical*, 60(2): 599-609.

8. Analyse des facteurs écologiques impliqués dans la distribution des coléoptères copro - nécrophages dans la partie orientale du Système Volcanique Transversal (SVT)

It has long been an axiom of mine that the little things are infinitely the most important. Sir Arthur Conan Doyle

La variance actuelle de distribution de la richesse taxonomique est souvent corrélée fortement avec les facteurs écologiques et environnementaux courants (Francis & Currie 1998). La composition des communautés de bousiers est fortement déterminée par la structure de l'environnement (Estrada *et al.* 1998 ; Halffter & Arellano 2002). Par exemple, Davis *et al.* (2001) dans leur travail à Bornéo, ont observé que la répartition des espèces à travers différentes caractéristiques environnementales montrait une association discrète avec certains biotopes dans le paysage. Gardner *et al.* (2008) ont montré que la richesse et l'abondance des coléoptères coprophages étaient fortement affectées dans les forêts secondaires et dans les plantations d'eucalyptus.

Poursuivant sur cette idée, et comme nous l'avons mentionné dans la partie 5.2 de cette thèse, les différences écologiques sont très importantes pour expliquer la présence et la distribution de ces coléoptères. Afin de déterminer quels sont les facteurs écologiques pouvant influencer sur la distribution des coléoptères coprophages dans nos sites, nous avons réalisé une ACP (Analyse en composantes principales), en utilisant le package ade4 du logiciel R (Fig. 65).

L'analyse des résultats obtenus avec cette ACP (Fig. 65) montre que les facteurs qui expliquent le plus la variabilité sont ceux situés sur l'Axe 1, notamment la température. Aussi peut-on voir que La Malinche est la montagne qui se distingue le plus des autres. La température et l'humidité, qui tirent les échantillons dans des sens opposés, sont les deux variables qui apparemment expliquent le mieux la variabilité constatée.

Néanmoins, il est important de noter que ces deux variables ne sont pas indépendantes, par exemple l'humidité et la température ont une corrélation se référant à l'altitude et au versant du volcan. En prenant en compte le versant, il y a autres variables qui interviennent aussi et qui se rassemblent pour déterminer la présence ou l'absence, ou même l'abondance des espèces de coléoptères. Il s'agit du type de végétation, de la quantité des ressources, du type du sol et du degré d'anthropisation. En particulier, dans le cas des montagnes que nous avons prospectées, le versant implique aussi une différence dans le niveau d'anthropisation qui affecte la présence des espèces de coléoptères coprophages. Dans la Figure 66 on peut observer clairement que la richesse est plus élevée du côté des versants au vent, pour les 4 montagnes. Cela s'explique car les versants du côté Ouest souffrent d'une anthropisation plus élevée car ils sont plus proches du Haut Plateau, avec une géomorphologie moins accidentée, ce qui permet d'accéder plus facilement sur les montagnes et d'installer des cultures. Ce n'est pas forcément le cas du côté Est de ces montagnes car en général le versant au vent est plus raide et plus difficile d'accès. Dans certains cas il est même très compliqué d'y accéder, et même si on y trouve des champs de culture, ceux-ci ne seront pas aussi vastes que du côté sous le vent.

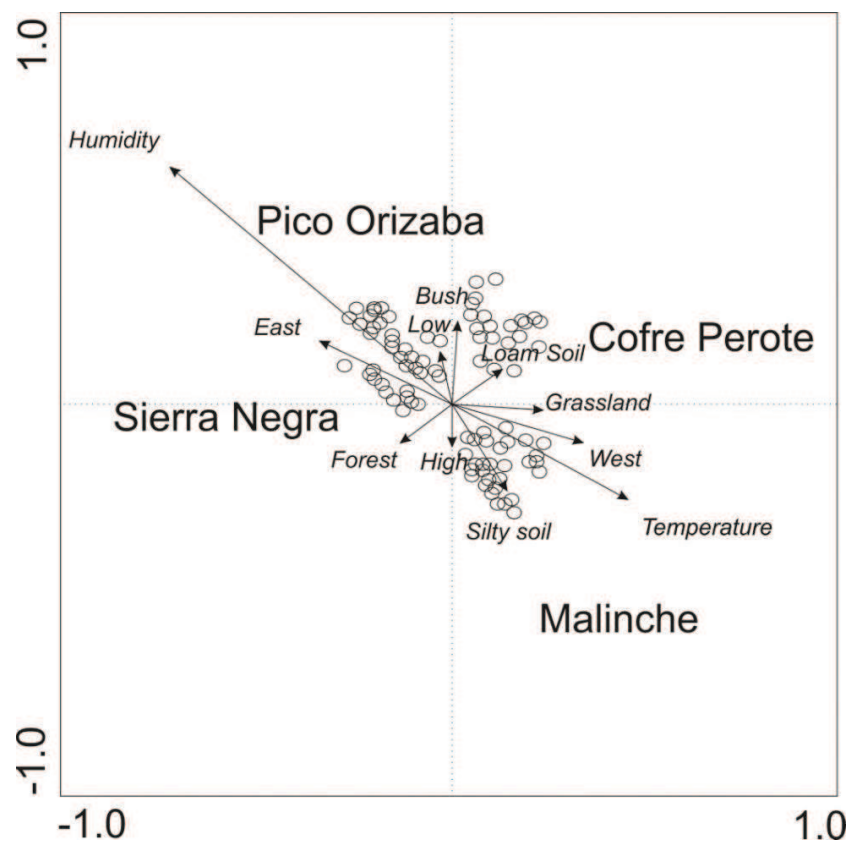


Figure 65. Analyse en Composantes Principales, entre les espèces de coléoptères coprophages et quelques variables environnementales. L'Axe 1 rassemble plus de 60% de la variabilité environnementale. Les noms des Montagnes sont associés aux échantillons.

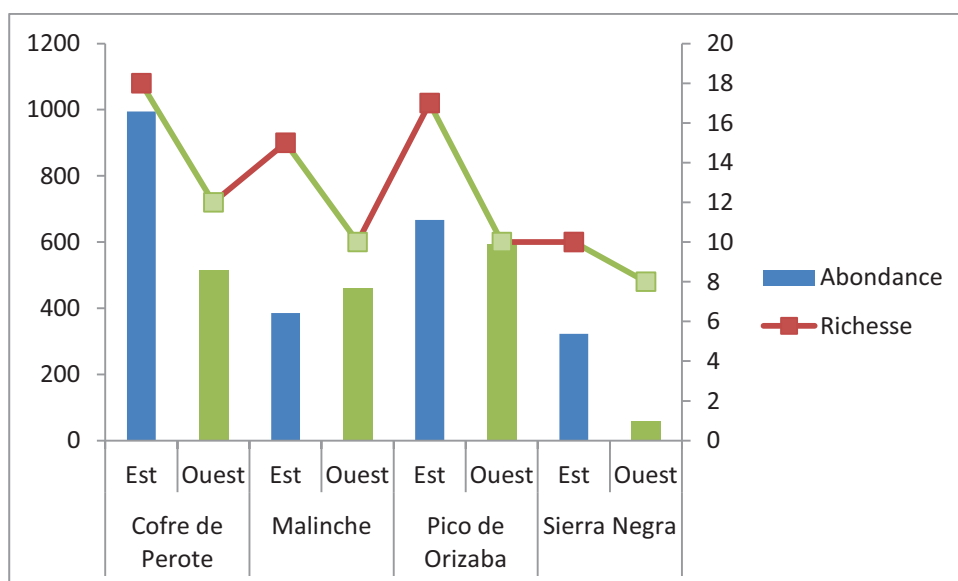


Figure 66. Graphique avec les abondances (nombre d'individus collectés) et la richesse (nombre d'espèces) par versant et par montagne.

Les communautés végétales de ces volcans sont soumises à une forte pression anthropique en raison de causes diverses. L'une est l'exploitation des forêts à des fins différentes, pour créer de nouvelles zones de pâturage pour le bétail, ou pour l'extraction de plantes alimentaires ou ornementales, avec aussi le prélèvement des plantes médicinales et parfois pour la chasse (Ávila-Bello 1996 ; Jarvis *et al.* 2004). Une autre pression très importante et très évidente sur le milieu est l'expansion des zones de culture, car même dans des sites isolés où il ne restait que quelques hectares de forêt, il ne reste souvent que les anciennes lisières où les arbres ne servent plus que comme limites entre les parcelles défrichées. Nous avons eu parfois des difficultés à trouver des sites pour disposer nos pièges sans avoir trop de cultures à proximité immédiate. La pression est différente selon les montagnes et les versants, mais partout on relève un certain niveau de pression anthropique, alors même que ces zones sont considérées comme des parcs naturels.

D'une manière générale, cela signifie que le versant de la montagne (défini par plusieurs paramètres, incluant l'anthropisation et le type de la végétation) peut influencer sur la distribution de certaines espèces. Cela est particulièrement net au Pico de Orizaba et surtout au Cofre de Perote où la différence en richesse et abondance selon les versants ressort le plus clairement (Fig. 66). A la Malinche, l'abondance est très comparable sur les deux versants opposés de la montagne, même si du côté au vent la richesse est supérieure. Cela est très vraisemblablement dû au fait que ce volcan, se trouvant entouré par le Haut Plateau, est facile d'accès sur les deux versants, provoquant un niveau d'anthropisation équivalent des deux côtés. Dans ces conditions, la température et l'humidité restent les facteurs qui doivent jouer le rôle le plus important. Ce volcan est relativement sec, ce qui permet aux espèces qui diffusent à partir de l'Altiplano de remonter et s'adapter aux altitudes moyennes de la montagne. Cela implique aussi que les espèces présentes sur les pentes du volcan et ayant des affinités avec l'Ancien Monde ne pourront pas diffuser facilement vers des montagnes plus éloignées. Néanmoins, quelques volcans mineurs à proximité de La Malinche partagent les mêmes espèces (cas d'El Pinal). Dans le cas de La Sierra Negra, la richesse est très comparable entre les deux versants exposés ou non au vent (même si elle est un peu plus élevée sur le versant au vent) ; par contre l'abondance est très nettement supérieure du côté « humide » de la montagne (Fig. 66).

Si l'on considère maintenant pour chaque volcan la distribution de l'abondance et la richesse en espèces en fonction de l'altitude (Fig. 67), on pourrait s'attendre à ce que la température, qui normalement décroît avec l'altitude, tende à réduire la richesse et de l'abondance, comme cela a été montré dans différents massifs montagneux (Jay-Robert *et al.* 1997, 2008 ; Escobar *et al.* 2005 ; Herzog *et al.* 2013). Nous retrouvons ce schéma pour toutes les montagnes que nous avons échantillonnées, à l'exception de la richesse pour le Cofre de Perote qui semble augmenter à partir de 3000 mètres d'altitude, pour décroître ensuite à partir de 3300 mètres. Cependant on ne peut pas considérer que ce soit très significatif, car la gamme d'altitude considérée est très courte, et nous n'avons pas suffisamment de sites différents que l'on pourrait considérer comme des réplicats.

Comme cela avait déjà été mentionné dans la partie 5.1, même si la Sierra Negra et le Pico de Orizaba sont disposés côte à côte, la richesse observée pour ces deux volcans est bien différente, pour des raisons à la fois historiques et écologiques. La principale cause paraît due à une différence de sécheresse, la Sierra Negra étant plus sèche, même de son côté humide, ce qui se traduit par des types de végétation différents et une disponibilité en ressources trophiques moindre pour les insectes coprophages (charge en mammifères plus faible).

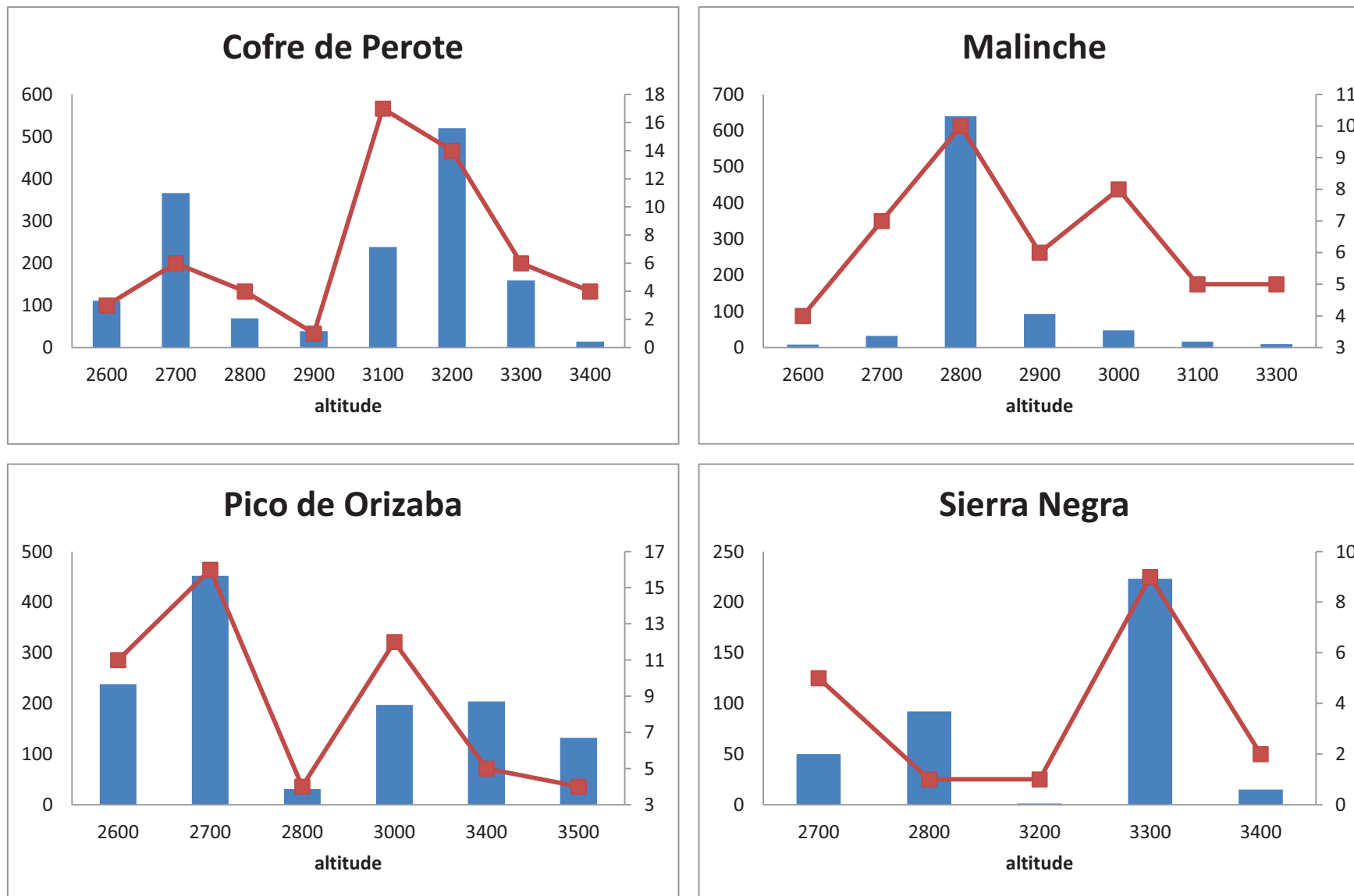


Figure 67. Abondance et richesse en coprophages selon l'altitude, pour les 4 montagnes étudiées (Barres = abondance ; Ligne = richesse).

En prenant en compte les quatre montagnes échantillonnées, 24 espèces dépassent le niveau de 3000 mètres d'altitude : *Onthotrupes herbeus*, *Onthotrupes sallei*, *Halffterius rufoclavatus*, *Ceratotrupes bolivari*, *Copris armatus*, *Onthophagus chevrolati*, *Onthophagus aerofuscus*, *Onthophagus lecontei*, *Onthophagus hippopotamus*, *Geomyphilus pierai*, *Geomyphilus barrerae*, *Agrilinellus azteca*, *Agrilinellus ornatus*, *Onthotrupes nebularum*, *Onthophagus bolivari*, *Cephalocyclus hogeï*, *Oscarinus indutilis*, *Trichonotuloides glyptus*, *Trichonotuloides alfonsinae*, *Trichonotuloides feryi*, *Neotrichonotulus inurbanus*, *Neotrichonotulus perotensis*, *Oxyomus setosopunctatus* et *Planolinellus vittatus*.

Dix-huit espèces ont été trouvées au-dessus de 3300 mètres : *O. herbeus*, *H. rufoclavatus*, *C. bolivari*, *O. chevrolati*, *O. aerofuscus*, *O. hippopotamus*, *G. pierai*, *G. barrerae*, *A. azteca*, *A. ornatus*, *O. nebularum*, *C. hogeï*, *O. indutilis*, *T. glyptus*, *T. alfonsinae*, *N. perotensis*, *O. setosopunctatus* et *P. vittatus*. Et enfin cinq espèces dépassent 3500 m d'altitude : *O. herbeus*, *O. chevrolati*, *A. azteca*, *A. ornatus* et *O. nebularum*.

Selon Deloya (2011), dans l'Etat de Veracruz sept espèces de coléoptères coprophages ont une distribution comprise entre 1500 et 3000 mètres d'altitude (*Phanaeus amethystinus*, *Gonaphodielus opisthius*, *Agrilinus azteca*, *Onthophagus aerofuscus*, *Geotrupes herbeus*, *Geotrupes nebularum* et *Ceratotrupes bolivari*) et six espèces se rencontrent entre 1500 et 2500 m (*Phanaeus quadridens*, *Onthophagus fuscus orientalis*, *Onthophagus chevrolati retusus*, *Onthophagus hippopotamus*, *Onthophagus curvicornis* et *Chilotorax pumilo*). Par contre Deloya (2011) n'apporte aucune information sur les espèces susceptibles d'atteindre ou dépasser 3300 m d'altitude. Notre étude permet de compléter cette liste et elle élargit considérablement la gamme des altitudes atteintes par ces insectes car nous avons trouvé deux espèces qui atteignent 3570 mètres d'altitude (*Onthotrupes herbeus* et *Onthophagus chevrolati*, au Pico de Orizaba). Dans notre étude, dans l'Etat de Veracruz (où se trouve le Cofre de Perote et une partie du Pico de Orizaba), 20 espèces ont été trouvées au-dessus de 3000 m : *O. herbeus*, *O. sallei*, *H. rufoclavatus*, *C. bolivari*, *O. chevrolati*, *O. aerofuscus*, *O. hippopotamus*, *G. pierai*, *G. barrerae*, *A. azteca*, *A. ornatus*, *O. nebularum*, *C. hogeï*, *O. indutilis*, *T. glyptus*, *T. hansferyi*, *N. inurbanus*, *N. perotensis*, *O. setosopunctatus* et *P. vittatus*. Douze espèces dépassent 3300 m : *O. herbeus*, *H. rufoclavatus*, *C. bolivari*, *O. chevrolati*, *O. aerofuscus*, *A. azteca*, *O. nebularum*, *C. hogeï*, *O. indutilis*, *T. glyptus*, *O. setosopunctatus* et *P. vittatus*. Par contre aucune espèce n'a été trouvée au-dessus de 3500 mètres. Cela démontre que la richesse en coléoptères coprophages est très importante sur les montagnes au Mexique, mais le fait d'avoir mis en évidence de nouvelles espèces montre qu'il reste encore beaucoup de travail à faire.

Toutes les informations recueillies sur le terrain n'ont pas encore été exploitées. Des différences pourraient être mises en évidence quant aux types de végétation (degrés d'ouverture du milieu différents) et aux types du sol. Pour cela le type de végétation où chaque piège a été installé et où on a collecté un spécimen a été mesuré (micro-structure de la matrice qui encercle l'élément du paysage qu'on étudie). Enfin, nous avons disposé dans un certain nombre de sites des micro-enregistreurs (data loggers) de paramètres climatiques, qui ont fonctionné en continu pendant plusieurs mois (mesures de la température et de l'humidité prises chaque 10 minutes). Ces données en sont encore au stade du dépouillement et feront l'objet des travaux à venir.

Bibliographie

- Ávila-Bello C.H. (1996) Observaciones sobre un sistema de producción agrícola en el Pico de Orizaba, Veracruz. México, *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 59-66.
- Davis A.J., Holloway J.D., Huijbregts H., Krikken J., Kirk-Spriggs A.H., Sutton S.L. (2001) Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 593–616.
- Escobar F., Lobo J.M., Halffter G. (2005) Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 327–337.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Dadda, A., Cammarano P. (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 577–593.
- Francis A.P., Currie D.J. (1998) Global patterns of tree species richness in moist forests: another look. *Oikos*, 81: 598–602.
- Gardner T.A., Hernández M.I.M., Barlow J., Peres C.A. (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for Neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45: 883-893.
- Halffter G., Arellano L. (2002) Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34: 144-154.
- Herzog S. K., Hamel-Leigue A. C., Larsen T. H., Mann D. J., Soria-Auza R. W., Gill B. D., Spector S. (2013). Elevational distribution and conservation biogeography of Phanaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Bolivia. *PloS one*, 8(5): e64963.
- Jarvis M.C., Millar A.M. Sheahan J., Ploetz K., Ploetz J., Watzon R.R., Palma R.M., Pascario C.A., García J.A. López Ramírez A., Orr B., (2004) Edible wild mushrooms of the Cofre de Perote region, Veracruz, Mexico: an ethnomycological study of common names and uses. *Economy Botany*, 58: 111- 115.
- Jay-Robert P., Lobo J.M., Lumaret J.-P. (1997) Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic Alpine Research*, 29: 196–205.
- Jay-Robert P., Lumaret J.-P., Lebreton J.-D. (2008) Spatial and Temporal Variation of Mountain Dung Beetle Assemblages and Their Relationships with Environmental Factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101 (1): 58-69.

9. Conclusions: explication dynamique de la distribution géographique des coléoptères copro- nécrophages dans la partie orientale du SVT

If all mankind were to disappear, the world would regenerate back to the rich state of equilibrium that existed ten thousand years ago. If insects were to vanish, the environment would collapse into chaos. E. O. Wilson

Tout au long de ce travail de thèse, nous avons cherché à comprendre quelle était la distribution des coléoptères coprophages dans quatre montagnes localisées dans la partie orientale du SVT, et surtout quels facteurs avaient déterminé cette dispersion particulière. Pour cela nous avons abordé séparément l'analyse des facteurs biogéographiques et écologiques. Bien que l'histoire, l'évolution et la géographie soient des facteurs qui ont permis que les espèces aient pu arriver dans un milieu déterminé, par la suite ce sont toujours les facteurs écologiques qui permettent la propagation, le succès ou la disparition de ces espèces.

L'histoire évolutive des coléoptères coprophages a été dominée par leur spécialisation envers les déjections des vertébrés, qu'ils utilisent à des fins alimentaires et reproductives (Halffter & Mathews 1966 ; Halffter & Edmonds 1982). En fonction de la disponibilité des ressources, qui a changé tout au long de l'histoire, l'évolution des coléoptères coprophages a évolué étroitement en parallèle à celle des vertébrés terrestres (Halffter & Mathews 1966 ; Davis 1990).

La principale radiation des Scarabaeoidea (les Geotrupinae étant apparemment plus anciens et les Aphodiinae constituant une lignée plus moderne) date de la période allant du Mésozoïque au Cénozoïque (Scholtz & Chown 1995 ; Krell 2000 ; Davis *et al.* 2002). Dès leur apparition, la différenciation des vertébrés avec une diversification de leurs types de déjections a joué un rôle majeur dans l'évolution et la distribution des bousiers (Davis *et al.* 2002) en raison de leur spécialisation écologique pour leur alimentation et le développement de leurs larves, en particulier à partir des déjections des mammifères modernes (Halffter & Edmonds 1982). Cette coévolution entre les assemblages de mammifères et les communautés de bousiers est fondamentale dans notre zone d'étude, particulièrement pour les espèces pholéophiles qui suivent la distribution de leurs hôtes, mais aussi pour les autres espèces qui dépendent de ressources trophiques qui permettent leur présence localement.

D'une manière générale, les bousiers vivant dans les excréments des mammifères ont développé de multiples adaptations pour utiliser cette matière. Ce mode d'alimentation résulte d'une ultra-spécialisation car, si l'on examine les régimes trophiques de l'ensemble des Scarabaeoidea, la phytophagie et la saprophagie sont des types beaucoup plus anciens que la coprophagie, bien que les frontières trophiques ne sont pas strictement marquées, quelques genres ou espèces offrant une transition vers d'autres modes alimentaires tout en conservant la plupart du temps les caractères éthologiques de leur groupe d'appartenance. De la sorte, la saprophagie ou la nécrophagie que l'on observe chez quelques espèces très évoluées doivent être considérées comme l'occupation d'une niche écologique vide ou comme une adaptation à un milieu très original ou

difficile (cas où les excréments des grands mammifères sont rares ou inexistants) (Lumaret 1980 ; Cambefort 1991).

Janssens (1954) a reconstitué dans leurs grandes lignes les processus évolutifs de l'éthologie des Scarabaeoidea, partant des groupes phytophages à nidification nulle pour aboutir aux coprophages à nidification de plus en plus spécialisée impliquant une complication progressive du système de galeries avec des chambres d'éclosion plus ou moins nombreuses isolant davantage les œufs. Halffter en a approfondi certains aspects évolutifs et a proposé en 1977 des modèles de nidification propres aux genres ou aux tribus.

La disparition de nombreux grands vertébrés herbivores au Pléistocène, en plus des changements environnementaux qui ont eu lieu à la même époque, a eu des effets importants sur la répartition des espèces. Les coléoptères coprophages ont réussi à trouver des ressources alimentaires de substitution, quelques-uns en se spécialisant sur les déjections des rongeurs ou des petits mammifères, d'autres en devenant plus généralistes ou en se nourrissant de détritus, champignons, cadavres (cas de certains *Phanaeus*). La disparition des vertébrés natifs de ces montagnes n'a sans doute pas affecté sévèrement la présence des bousiers, sauf dans le cas d'une spécialisation trop importante, car ces grands vertébrés ont été remplacés par des ovins, bovins ou équidés. La chronologie précise de spécialisation aux déjections des vertébrés est difficile à déterminer, en raison du nombre peu important de coprolithes (boules-nids fossiles) mis à jour. Zunino (2013) a pu cependant décrire une nouvelle espèce (*Phanaeus violetae*) en se basant sur des restes des insectes extraits de coprolithes trouvés en Equateur, mais on ne dispose encore que de peu d'informations pour déterminer quand cette spécialisation a réellement commencé. La datation exacte pour chaque groupe est difficile à établir car il y a une imprécision à la fois sur le moment où ces groupes sont apparus et surtout pour savoir quand ils ont commencé leur expansion, et également sur le moment où ils ont réellement pris une importance écologique. L'ambiguïté est due au type d'information utilisée pour effectuer les datations. En effet, d'une part on a utilisé une information provenant du matériel fossile disponible et on en a déduit les relations phylogénétiques qui peuvent s'établir à partir de là ; et d'autre part on a pris en compte les relations entre les coléoptères et les mammifères, en particulier avec leurs déjections. En résumé, si l'on prend en compte les révisions les plus récentes (Davis *et al.* 2002, Ahrens *et al.* 2014, Vršanský *et al.* 2013, Misof *et al.* 2014), les restes des Geotrupinae montrent que ceux-ci apparaissent avant les Scarabaeinae, car il y a des Geotrupinae dès le Mésozoïque supérieur. Les Aphodiinae sont apparus plus tard, après les Scarabaeinae. Chez les Aphodiinae, les premiers restes fossiles correspondent aux groupes qui se nourrissent de détritus, ceux qui se nourrissent des excréments apparaissant après.

Géologiquement, au début du Mésozoïque, la totalité des terres émergées était rassemblée dans un supercontinent, la Pangée, qui s'est divisé par la suite en deux ensembles continentaux, Laurasia et Gondwana. A partir de toute l'information disponible on arrive à deux interprétations. Selon la première, les Scarabaeinae sont apparus à la fin du Crétacé, puis pendant le Miocène ils ont fait preuve d'une importante radiation, en parallèle avec la radiation des mammifères liée vraisemblablement à l'augmentation des biomes herbacés très favorables aux mammifères herbivores. Au Miocène le système de nidification était déjà très avancé, comme en témoignent les coprolithes (boules-nids et nids) trouvés en Patagonie datant déjà de l'Eocène (Escribano & Delgado 1996). Selon la deuxième interprétation, qui peut se concilier avec la précédente, il existait en Amérique du Sud une importante faune gondwanienne, avec des affinités taxonomiques très

anciennes. Cette faune gondwanienne actuelle est constituée par les Canthonini, les Dichotomiini et les Ateuchini, dont la distribution comprend l'Amérique du Sud avec une expansion vers l'Amérique centrale, l'Afrique subsaharienne, Madagascar, l'Inde, le sud-est Asiatique et l'Australie. Comme la fragmentation du Gondwana a commencé au Jurassique, les premières distributions de ces tribus ont dû se produire dès cette période. Ces deux interprétations ne sont pas réellement contradictoires car la dérive des continents ainsi que la distribution des lignées au niveau des ancêtres des tribus modernes sont des phénomènes difficiles à situer précisément dans le temps.

Sur le continent sud-américain, au début du Cénozoïque (période débutant il y a 66 millions d'années, après l'extinction du Crétacé), on trouvait ainsi une faune avec des affinités gondwaniennes (constituée de toutes les tribus et de la plupart des genres endémiques), à laquelle s'ajoutaient quelques éléments descendus du nord pendant le Crétacé. Pendant le Mésozoïque (dont la limite supérieure correspond à l'extinction du Crétacé), ces parties de l'Amérique du Sud ont été isolées de l'Amérique du Nord pour une mer épicontinentale qui a perduré jusqu'au Crétacé. Par la suite cette mer a disparu et la communication entre le Nord et le Sud s'est rétablie. Cette communication a été importante pour le passage dans les deux sens des éléments qui vont constituer la faune ancienne d'affinité néotropicale dans l'Amérique du Nord et d'une manière équivalente la faune ancienne d'origine septentrionale en Amérique du Sud. A la fin du Mésozoïque, cet échange s'arrête ou s'est réduit à ce que Simpson (1943, 1950) a appelé « les groupes sauteurs des îles ». Cet isolement a duré jusqu'à la formation récente du pont panaméen au Pliocène moyen qui a permis un échange de biota plus intense, en particulier dans des zones comme la ZTM.

La faune du Mexique était précédemment et pendant longtemps en relation plus forte avec celle d'Amérique du Nord, jusqu'à la fin du Néogène où l'établissement de l'isthme de Panamá a permis au biote d'Amérique du Sud de diffuser et de devenir de plus en plus important. Cette influence est devenue tellement importante que les communautés de coprophages de la ZTM comprennent maintenant surtout des éléments d'origine néotropicale bien que, dans le cas du Haut Plateau, on trouve aussi une composante paléo-américaine représentée par le genre *Onthophagus* d'origine du Nord (avec des répercussions surtout sur la faune de la Malinche). De même, aussi bien *O. mexicanus* que *O. lecontei* sont des espèces caractéristiques de l'Altiplano mexicain. Ces espèces ont des origines biogéographiques différentes mais leur origine phylétique est située au nord.

Le SVT a commencé sa formation au Cénozoïque grâce à une activité volcanique à l'Oligo-Miocène, avec comme résultat une faune avec des affinités du nord dans les parties les plus élevées des massifs montagneux et des espèces d'affinité du sud dans les plaines et piémonts, comme on l'a mis en évidence dans notre travail. L'élévation du SVT et l'isolement du Haut Plateau ont conduit cette entomofaune d'origine mixte à évoluer *in situ*, ce qui a donné des assemblages de coléoptères avec des espèces à affinités paléo-américaines et méso-américaines de montagne, comme on a pu le constater. Ces espèces sont restées dans les montagnes et malgré leurs origines différentes elles se sont adaptées aux caractéristiques environnementales du SVT, lesquelles ont dû évoluer au fur et à mesure de la surrection de cette région.

Tous les espèces échantillonnées dans la partie Est du SVT correspondent à des genres avec des affinités néarctiques ou paléarctiques, avec des exceptions ponctuelles pour les niveaux altitudinaux bas dans le cas des espèces du Haut Plateau ou des affinités néotropicales. Néanmoins, on observe des différences dans les situations spatiales et temporelles, correspondant à des périodes

d'arrivées distinctes, avec une distribution et une diversification dans la ZTM, d'où l'existence de patrons différents (voir partie 6 de cette thèse). Le rattachement d'une espèce à un patron particulier est parfois difficile à déterminer, car cela dépend de la connaissance que l'on a de l'histoire évolutive et géographique du groupe. En absence de données précises pour une espèce donnée mais si l'on a des informations sur d'autres espèces du même genre, on peut essayer d'extrapoler et supposer que toutes les espèces d'un même genre, et par conséquence le genre entier en tant que lignée phylétique, répondent au même patron de distribution, avec une pénétration ancienne ou récente dans la ZTM. Mais ce n'est qu'une hypothèse de travail provisoire (voir commentaires et Tableaux 6, 7 et 8), établie sur la base de la distribution connue de ces genres et espèces à l'intérieur et en dehors de la ZTM ainsi que de l'information phylogénétique disponible.

Dans notre étude, les Aphodiinae sont la famille la mieux représentée, avec une richesse de plus du 50% du total de notre échantillonnage. Comme pour les Geotrupinae, les Aphodiinae ont les valeurs maximales de richesse dans les zones les plus élevées du SVT et de la Sierra Madre del Sur (Trotta-Moreu & Lobo 2010). Cela peut être dû au fait que la plupart des Aphodiinae présents au Mexique proviennent de la région néarctique, la ZTM étant la zone principale de la diversification de cette famille au Mexique (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007). Leur préférence pour les conditions environnementales tempérées et froides des chaînes montagneuses peut être considérée comme la caractéristique la plus remarquable de la faune mexicaine d'Aphodiinae. En plus de ces facteurs environnementaux, les interactions biotiques avec d'autres organismes sont un facteur très important qui a pu influencer la distribution des Aphodiinae au Mexique. En effet, leur distribution est dans une certaine mesure partiellement conditionnée par la présence des vertébrés domestiques (vache, cheval, mouton et chèvre) qui se trouvent généralement dans les prairies ou les forêts, et très souvent en montagne. Mais on a aussi un grand nombre d'espèces adaptées à la consommation spécialisée des fèces de rongeurs et même de détritux végétaux, une caractéristique qui distingue les communautés coprophages de Scarabaeoidea des régions Néarctique et Paléarctique (Martín-Piera & Lobo 1996). Au Mexique, le pourcentage des espèces d'Aphodiinae détritviores est supérieur à 25 %. Cependant, la caractéristique la plus significative, en tant qu'interactions biotiques, est sans doute l'association obligée de plusieurs espèces avec les terriers de rongeurs, où elles se nourrissent directement de leurs fèces et de la matière organique en décomposition qui se trouve à l'intérieur du nid, avec même un comportement cleptoparasite envers d'autres espèces de coprophages qui habitent dans le même terrier (exemple: *Onthophagus*).

Quant aux Geotrupinae et Scarabaeinae, les espèces collectées dans les quatre montagnes montrent plutôt des affinités avec l'Amérique du Nord ou avec l'Ancien Monde. Leur abondance et leur présence dans les montagnes dépend plutôt du type de végétation et de la physionomie du paysage (degré d'ouverture), du type du sol et des ressources trophiques disponibles. En effet, dans des sites bien conservés mais avec très peu de ressources, nous n'avons trouvé en général que des Aphodiinae, ce qui s'explique car les grandes espèces (Geotrupinae, Scarabaeinae) ont besoin de plus de ressources et de sols plus profonds pour établir leurs nids pédotrophiques et emmagasiner assez de réserves alimentaires pour leur progéniture. Le type de végétation joue un rôle assez important car on trouve des espèces avec une affinité plus grande pour les zones ouvertes (cas de celles du Haut Plateau) alors qu'on trouvera systématiquement d'autres seulement en forêt (cas de *O. nebularum*).

Parmi les processus écologiques impliqués dans l'abondance des espèces coexistantes, les taux de natalité, de mortalité, d'immigration, d'émigration, la compétition agissent sous l'influence des facteurs biotiques et abiotiques (Begon *et al.* 2006). Mais selon Tokeshi (1999), les modèles d'abondance relative ont été façonnés par des processus évolutifs et l'occupation des niches écologiques dans un paysage adaptatif, ce qui a pour conséquence que la détermination de la diversité dans les communautés écologiques est le reflet d'une combinaison de forces historiques et contemporaines - évolutionnistes et écologiques - qui agissent comme des déterminants de la diversité dans les communautés écologiques. Nos données confirment le fait que ce sont les caractéristiques historiques et géographiques qui fournissent la grille principale de lecture pour établir la présence plausible des espèces dans un endroit déterminé ; après, ce sont les conditions écologiques qui assurent ou non la permanence de ces espèces. Aussi, pour une grande partie des espèces qui habitent dans les montagnes échantillonnées, leurs préférences écologiques détermineront leur mode de dispersion, en suivant les cordillères. Comme on pouvait s'y attendre pour des espèces montagnardes, la colonisation s'est faite majoritairement selon un type horizontal, avec une richesse supérieure du côté humide de la montagne, cela à des altitudes moyennes.

On peut en déduire que les facteurs environnementaux sont décisifs pour expliquer la présence des espèces coprophages dans les haut massifs montagneux du Mexique. On constate également une différence de richesse, même entre des montagnes très proches l'une de l'autre, due aussi à des facteurs géographiques et historiques. Par exemple, le Cofre de Perote montre une richesse plus élevée que celle des autres volcans étudiés, liée vraisemblablement à une combinaison de différents facteurs. D'un point de vue historique, c'est la montagne la plus ancienne de la Chaîne Volcanique Citlaltépetl- Cofre de Perote (voir chapitre 3.4.2), ce qui a permis des échanges faunistiques plus importants ; sur le plan écologique, c'est une montagne avec des écosystèmes relativement bien conservés, avec une orographie qui permet des échanges à la fois avec les autres massifs et les zones plus basses. Néanmoins, même si c'est un volcan qui a été largement étudié (car proche des instituts de recherche comme l'INECOL et des universités), on continue à y découvrir des espèces nouvelles, ce qui indique que son inventaire n'est pas achevé. Le Pico de Orizaba constitue un autre cas de figure. C'est également une montagne dont la richesse est également élevée, mais plutôt par des raisons écologiques et orographiques car il s'agit du volcan le plus jeune de tout le complexe. L'apparition très récente de ce volcan a créé de nombreuses niches nouvelles du fait d'une opposition marquée entre les versants au vent (humide) et sous le vent (sec). Ces environnements différents et très contrastés ont permis la colonisation de plusieurs espèces avec des exigences différentes, d'autant plus que les versants étaient relativement faciles à coloniser. La Sierra Negra n'est pas du tout dans ce cas là du fait d'une sécheresse élevée et d'une forte dégradation du milieu (perturbations anthropiques). Il s'agit d'une montagne plus ancienne, ayant subi des glaciations successives qui ont pu éradiquer ou appauvrir la faune d'altitude, les conditions climatiques (sécheresse) et les facteurs environnementaux postérieurs n'ayant pas favorisée la colonisation des espèces. La Malinche reste un cas à part, du fait de sa situation isolée, semblable à une île continentale émergeant au-dessus d'un haut plateau sec (Altiplano mexicain). C'est aussi la formation la plus ancienne que nous avons étudiée (2M années). Son histoire a pu ressembler à celle de la Sierra Negra, les espèces l'ayant colonisée ayant vraisemblablement dû redescendre ou disparaître pendant les périodes glaciaires, quelques espèces seulement ayant été capables de se maintenir. Lors d'épisodes climatiques plus favorables en revanche, ce sont les espèces des massifs

très proches et moins hauts (comme el Pinal) et celles du Haut Plateau qui ont pu remonter sans problème.

En définitive, on ne pourra réellement avancer sur la répartition géographique et l'évolution des espèces dans la ZTM que quand on disposera d'une information phylogénétique complète pour pouvoir la confronter avec la distribution actuelle. En attendant, l'approche suivie dans cette thèse a permis déjà de distinguer et soulever les problèmes, en mettant en lumière les faits les plus saillants. En proposant une série d'hypothèses, même si elles s'avèrent provisoires, il est possible déjà de se faire une idée générale sur la distribution dans la ZTM. L'analyse des tracés (track), soit individualisés ou généralisés (l'analyse à ce niveau d'intégration reste encore à faire) se heurte aux mêmes limitations que l'analyse des patrons de distribution : on ne pourra les généraliser correctement qu'à partir du moment où on disposera de données phylogénétiques complètes et fiables. La principale limitation des analyses par les tracés est que ces derniers sont construits en joignant les points de distribution actuels et qu'il est très difficile d'y incorporer des données sur l'histoire des mouvements tectoniques ou celle du biote. De plus, avec les tracks on ne dispose que des points de distribution actuels connus, un manque d'informations dans certains endroits pouvant altérer les conclusions auxquelles on essaie d'arriver. Cela signifie que dans une zone aussi complexe que l'est la Zone de Transition, les approches doivent être multiples. Dans certains cas ce sont les patrons de distribution qui peuvent s'avérer les plus utiles, alors que pour résoudre d'autres questions, comme la zonation historique et actuelle de l'Amérique du Sud, l'étude des tracés paraît être plus pertinente et apporter plus d'informations (voir à ce propos les travaux de Morrone). Une analyse plus approfondie, réunissant les deux approches, sera réalisée ultérieurement, en explorant les avantages apportés par chacune des méthodes (similitudes et différences), en prenant en compte l'histoire géologique de cette zone d'étude qui a l'avantage d'être maintenant relativement bien connue.

Les résultats apportés par cette thèse ne sont encore que partiels et beaucoup de questions restent en suspens. Comme Davis *et al.* (2002) l'avaient déjà souligné, il sera nécessaire de mener d'autres recherches sur la présence spatiale actuelle (encore très mal connue) sur les modèles de comportement, l'origine historique probable des taxons et leurs voies de dispersion. Initialement, notre travail visait rechercher et expliquer les patrons de distribution des scarabéides dans les montagnes mexicaines. Ce qu'il reste à faire encore est considérable. Il y a encore de très nombreux sites potentiellement intéressants qui n'ont pas été échantillonnés et en examinant en détail nos cartes et les tracks, on peut constater qu'il y a des lacunes d'information dans différentes régions du pays. Ainsi, la découverte de nouvelles espèces dans des montagnes que les entomologistes locaux connaissent déjà bien, comme le Cofre de Perote, indique qu'il faut commencer par compléter l'inventaire de l'entomofaune du Mexique.

Dans les axes de recherche à développer, il sera nécessaire de réfléchir sur les relations entre Cofre de Perote - Sierra Madre Oriental d'une part, et Pico de Orizaba- Zongolica (sierras de Puebla et Oaxaca) d'autre part, afin de comprendre si notre zone d'étude est un aire d'évolution active pour de nouveaux taxa ou si c'est plutôt un aire de maintien (stockage) d'espèces déjà différenciées depuis plus ou moins longtemps.

De plus, le fait de travailler dans des zones officiellement protégées nous amène à deux constats. Le premier, c'est qu'il faudra utiliser nos données pour inciter les gestionnaires locaux à prendre des décisions de conservation de la biodiversité, car après 3 ans de terrain (et même 4 dans

certain cas) sur les mêmes sites, nous nous sommes rendus compte d'une détérioration rapide du milieu en certains endroits. Le second constat, d'une façon similaire et après avoir passé beaucoup de temps en contact avec les gens des communautés villageoises, est qu'il y a une demande manifeste d'information du public, qui pourrait se traduire par certaines formes de vulgarisation de nos sujets de recherche. Après près de 4 ans à leur contact, ils connaissent maintenant les bousiers, ils ont appris leur rôle et les services qu'ils procurent et ils sont manifestement intéressés par le fonctionnement du paysage. Les mois de collecte dans les montagnes ont permis de rétribuer des "collaborateurs de terrain" issus de ces communautés villageoises, de faire connaissance et de les faire progresser, et il est probable que certains pourraient devenir d'efficaces collaborateurs pour des projets de suivi à long terme.

Cette thèse est donc seulement une ébauche ouvrant la voie à plusieurs axes à développer. Beaucoup de nos données ne sont pas encore dépouillées et valorisées. Les résultats obtenus nous permettent cependant d'avoir une idée plus claire sur les lignes d'investigation à suivre. La Zone de Transition Mexicaine, et plus particulièrement le Système Volcanique Transversal, sont des zones complexes mais très intéressantes à étudier dans les années à venir.

Bibliographie

- Ahrens D., Schwarzer J., Vogler A. P. (2014) The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20141470.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edition. Blackwell Publishing, Oxford. 738 p.
- Cabrero-Sañudo F. J., Dellacasa M., Martínez I., Dellacasa G. (2007) Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). Pp. 69–92. In: M. Zunino & A. Melic (eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Monografías 3er Milenio, Vol. 7. Zaragoza, España.
- Cambefort Y. (1991) From saprophagy to coprophagy. Pp. 22-35. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 pp.
- Davis A.L.V. (1990) Appendix 2. Evolution and biogeography of dung beetles in relation to vertebrate dung types with emphasis on the Scarabaeinae and Coprinae. In: Climatic change, habitat modification and relative age of dung beetle taxa (Coleoptera: Scarabaeidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae) in the south-western Cape . PhD Thesis. University of Cape Town, Cape Town.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H., Philips T.K. (2002) Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1217–1256.
- Escribano V., Delgado A.G.C. (1996) Aportes al conocimiento de nidos fosiles de Scarabaeidae (Coleoptera) del Terciario (Eoceno Temprano) del Chubut / Contribution to the knowledge of fossil nests of Scarabaeidae (Coleoptera) of the Tertiary (Early Eocene) of the Chubut. *Naturalia patagónica, Ciencias de la Tierra*, 4: 17-27.
- Halffter G., Matthews E.G. (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12/14: 1–312.
- Halffter G. (1977) Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13(3): 231-253.
- Halffter G., Edmonds W.D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D.F. 176 pp.
- Janssens A. (1954) Contribution à l'étude des Coléoptères Lamellicornes. XVII. Description d'une nouvelle et curieuse espèce d'Onthophagus du parc national de l'Upemba et considérations sur l'évolution et la convergence de certains Coléoptères Scarabaeinae. Livre jubilaire V. Van Straelen, Institut royal de Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles : 971-976.
- Krell F.-T. (2000) The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871–905.
- Lumaret J.-P. (1980) Les Bousiers. Collection Faune et Flore, Balland édit., Paris. 130 p.
- Martín-Piera F., Lobo J. M. (1996) A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19 (1): 13-31.
- Misof B., Liu S., Meusemann K., Peters R. S., Donath A., Mayer C., ... Ott M. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210), 763-767.
- Trotta-Moreu N., Lobo J.M. (2010) Deriving a species richness distribution from the overlap of individual model predictions: The distribution of Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) species in Mexico. *Environmental Entomology*, 39: 42-49.
- Tokeshi M. (1999) *Species Coexistence: ecological and evolutionary perspective*. London: Blackwell Science Ltd. 454 p.
- Scholtz C.H., Chown S.L. (1995) The evolution of habitat use and diet. Pp. 355–374. In: *the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Simpson G. G. (1943) Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, 241: 413-429.
- Simpson G. G. (1950) History of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, 38: 361-389.
- Vršanský P., van de Kamp T., Azar D., Prokin A., Vidlička L. U., Vagovič P. (2013). Cockroaches Probably Cleaned Up after Dinosaurs. *PloS one*, 8(12), e80560.
- Zunino M. (2013) The first dung beetle retrieved from Coprinisphaeridae ichnofossils: *Phanaeus violetae* n. sp. (Coleoptera: Scarabaeinae) from Ecuadorian Cangahua balls. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 29 (1): 219- 226.

10. Bibliographie générale

- Ahrens D., Schwarzer J., Vogler A. P. (2014) The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 20141470.
- Alaniz-Álvarez S.A., Nieto-Samaniego A.F. (2007) *Geology of México: celebrating the centenary of the Geological Society of México*, Geological Society of America.
- Angus R. B., Wilson C.J., Mann D.J. (2004) Chromosomal and aedeagal distinction between *Aphodius* (Labarrus) *lividus* Olivier, 1789 and *A. (L.) pseudolividus* Balthasar, 1941 (Col., Scarabaeidae, Aphodiinae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 140: 255-261.
- Arellano A., López-Blanco J., Villers-Ruiz L. (2001). *Mapa de cobertura vegetal del Parque Nacional La Malinche mediante fotointerpretación y corrección fotogramétrica en línea*. Paper presented at the XVI Congreso Nacional de Geografía, Mérida, México.
- Arrhenius O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, 9: 95-99.
- Arita H.T. (1997) The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity Conservation*, 6: 787-795.
- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L., Loa E. (coords) (2000) *Aguas continentales y diversidad biológica de México*, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 327 pp.
- Arriaga-Jiménez A. (2010) Distribución geográfica y riqueza de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeoidea) en el sureste seco del Altiplano Mexicano. Thèse de master, INECOL A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Arriaga-Jiménez A. & Roy L. (2015). Co1 DNA supports conspecificity of *Geomyphilus pierai* and *G. barrerai* (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) and is a good marker for their phylogeographic investigation in Mexican mountains. *Zookeys*, 512:77-88.
- Arriaga A., Halffter G., Moreno C. (2012) Biogeographical affinities and species richness of copro-necrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2): 519-529.
- Arroyo- Cabrales J., Carreño A.L., Lozano-García S., Montellano-Ballesteros M. *et al.* (2008) La diversidad en el pasado. Pp. 227-262. In: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México.
- Athias Binche F. (1994) *La phorésie chez les acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs*. Editions du Castillet, Perpignan, France, 178 pp.
- Ávila-Bello C.H. (1996) Observaciones sobre un sistema de producción agrícola en el Pico de Orizaba, Veracruz. México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 59: 59-66.
- Ávila Bello C.H. (2011) Los bosques de Oyamel, en *Biodiversidad de Veracruz*. Estudio de Estado V1.
- Ávila-Bello C.H., López-Mata L. (2001) Distribución y análisis estructural de *Abies hickelii* (Flous et Gausens) en México. *Interciencia*, 26(6): 244-251.
- Axelrod D.I. (1979) Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* no. 32.
- Baev P. V., Penev L.D. (1995) BIODIV: program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Versión 5.1. Pensoft, Sofia-Moscow, 57 pp.
- Ball G.E. (1970) Barriers and southward dispersal of the Holarctic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (México)*, 17: 91-112.
- Ball G.E., Edwin T.L. (1970) A taxonomic synopsis of the tribe Loricini (Coleoptera: Carabidae). *Canadian Journal of Zoology*, 47: 877-907.

- Ball G.E., Negre J. (1972) The taxonomy of the Nearctic species of the genus *Calathus* Bonelli (Coleoptera: Carabidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 98: 412-533.
- Barragán F., Moreno C.E., Escobar F., Bueno-Villegas J., Halfpeter G. (2014) The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography*, 41(10): 1991-2002.
- Benioff V.H. (1954) Orogenesis and deep crustal structure – additional evidence from seismology. *Bulletin of the Seismological Society of America*, 66: 385-400.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. (1990) *Ecology, Individuals, populations, and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon M., Townsend C.R., Harper J.L. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th edition. Blackwell Publishing, Oxford. 738 p.
- Berlese A. (1918) Centuria quarta de acari novi. *Redia*, 13: 115- 192.
- Bertrand M., Cole N., Modry D. (2008) Adaptation in parasitic mites: spread by the host or stay with the host. Pp. 137-146. In: M. Bertrand, S. Kreiter, K.D. McCoy, A. Migeon, M. Navajas, M.-S. Tixier, L. Vial (eds.). *Integrative Acarology. Proceedings of the 6th European Congress*, European Association of Acarologists publication, 2008.
- Bertrand M., Kukushkin O., Pogrebnjak S. (2013) A new species of mites of the genus *Geckobia* (Prostigmata, Pterygosomatidae), parasitic on *Mediodactylus Kotschy* (Reptilia, Gekkota). *Vestnik zoologii*, 47(2): e-1—e-13.
- Blondel J. (1995) *Biogéographie, approche écologique et évolutive* édition Masson, Paris, 297p.
- Brooks DR (2004) Reticulations in historical biogeography: the triumph of time over space in evolution. Pp 111–124. In: Lomolino MV, Heaney LR (eds), *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Brown J. (1995) *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Brown J.H., Lomolino M.K. (1998) *Biogeography*. 2nd edit., Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 691 pp.
- Cabrero-Sañudo F.J., Dellacasa M., Martínez I., Dellacasa G. (2007) Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). Pp. 69–92. In: M. Zunino & A. Melic (eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halfpeter*. Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Monografías 3er Milenio, Vol. 7. Zaragoza, España.
- Cabrero-Sañudo F.J., Lobo J. (2009) Biogeography of Aphodiinae dung beetles based on the regional composition and distribution patterns of genera. *Journal of Biogeography*, 36: 1474-1492.
- Cabrero-Sañudo F.J., Dellacasa M., Martínez I., Lobo J.M., Dellacasa M. (2010) Distribución de las especies de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Aphodiidae) en México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 26: 323-399.
- Cambefort Y. (1991) From saprophagy to coprophagy. Pp. 22-35. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, Princeton, NJ. 481 pp.
- Cantagrel J.M., Robin C. (1979) K–Ar dating on eastern Mexican volcanic rocks; relations between the andesitic and the alkaline provinces. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 5: 99–114.
- Carrasco E., Aretxaga I., Irvine W.M. (2006) *El Gran Telescopio Milimétrico, dos países vecinos exploran juntos el cosmos*. Instituto Nacional de Astrofísica, Óptica, y Electrónica (INAOE). University of Massachusetts Amherst. México. 179 pp.
- Carrasco-Núñez G. (2000) Structure and proximal stratigraphy of Citlaltépetl volcano (Pico de Orizaba), México. Pp. 247-262. In: Delgado Granados H., Aguirre Díaz G., J.M. Stock (eds.). *Cenozoic volcanism and tectonics of Mexico: Boulder, Colorado*. Geological Society of America, special paper.

- Carrasco-Núñez G., Ban M. (1994) *Geologic map and structure sections of the Citlaltépetl volcano summit area, Mexico*. Cartas Geológicas y Mineras no. 9. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Carrasco-Núñez G., Nelson S. (1998) *Edad y tasa de crecimiento del volcán Cofre de Perote*. Primera Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra: México D.F. 41 pp.
- Carrasco-Núñez G., Díaz-Castellón R., Siebert L., Hubbard B., Sheridan M.F., Rodríguez S.R. (2006) Multiple edifice-collapse events in the Eastern Mexican Volcanic Belt: the role of sloping substrate and implications for hazard assessment. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 158: 151-176.
- Castillo-Rodríguez M., López-Blanco J., Palacios D. (2007) Multivariate analysis of the location of rock glaciers and the environmental implications in a tropical volcano: La Malinche, (Central México). *Zeitschrift für Geomorphologie, Supplementbände*, 51: 39–54.
- Castillo-Rodríguez M., López-Blanco J., Muñoz-Salinas E. (2010). A geomorphologic GIS-multivariate analysis approach to delineate environmental units, a case study of La Malinche volcano (central México). *Applied Geography*, 30(4): 629-638.
- Castro R. (1999). *Historia eruptiva reciente del volcán La Malinche*. MSc Thesis. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Castro Pérez F. (2007) Las montañas: locus sagrado y fábrica de agua. In: M. Loera Chávez Peniche, S. Iwaniszewski, R. Cabrera (coord). *Páginas en la Nieve: estudios sobre la montaña en México*. ENAH, INAH, CCA. 177 pp.
- Castro-Govea R., Siebe C. (2007) Late Pleistocene-Holocene stratigraphy and radiocarbon dating of La Malinche volcanum. Central Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 162: 20-42.
- Centeno-García E., Busby C., Busby M., Gehrels G. (2011) Evolution of the Guerrero composite terrane along the Mexican margin, from extensional fringing arc to contractional continental arc. *Geological Society of America Bulletin*, 123: 1776–1797.
- Cevallos-Ferriz S.R.S., González-Torres E. (2006) *Geological setting and phytodiversity in Mexico*. Pp. 1-18. In: F.J. Vega-Vera et al. (eds.), *Studies on Mexican paleontology*. Springer Verlag, Dordrecht.
- Chao A., Shen T-J. (2010) Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chase J.D., Howard W.E., Rosperry J.J. (1982) Pocket gophers (Geomyidae). Pp. 239-255. In: J.A. Chapman & G.A. Feldhamer (eds.), *Wild mammals of North America*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Coates A.G., Collins L.S., Aubry M.P., Berggren W.A. (2004) The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene–Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*, 116: 1327–1344.
- Colwell R.K. (2000) EstimateS: Statistical Estimation of (Software and User's Guide), Versión 8.2.0 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> , Species Richness and Shared Species from Samples.
- Colwell R.K. (2009) EstimateS: Statistical Estimation of (Software and User's Guide), Versión 8.2.0 Last revision. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> , Species Richness and Shared Species from Samples.
- Colwell R. K., Coddington J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 345: 101-118.
- CONABIO (2015) proyecto JM032. Distribución potencial en taxones hiperdiversos y poco conocidos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea): estimando la localización de nuevos taxones y el efecto de los cambios en los usos del suelo. Federico Escobar Sarria (coord).
- CONANP, Universidad Veracruzana. (2011) *Programa de manejo Parque Nacional Cofre de Perote* (documento para consulta pública). 135 p.

- Concha-Dimas A., Cerca M., Rodríguez S.R., Watters R.J. (2005) Geomorphological evidence of the influence of pre-volcanic basement structure on emplacement and deformation of volcanic edifices at the Cofre de Perote-Pico de Orizaba chain and implications for avalanche generation. *Geomorphology*, 72: 19–39.
- Cornell H.V., Lawton J.H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1–12.
- Corona A.M., Morrone J.J. (2005) Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 41: 37–41.
- Corona Esquivel R., Benavides Muñoz M.E. (2012) *Principales efectos causados por el sismo del 20 de marzo de 2012 en la costa de los Estados de Guerrero y Oaxaca*, México. Sistema Tectónico Nacional, UNAM. México.
- Craw R.C. (1982) Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: a radical view. *Systematic Zoology* 31: 304–316.
- Craw R.C. (1983) Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Systematic Zoology* 32: 431–38.
- Craw R.C. (1988) Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. Pp. 405–435. In: A.A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London and New York.
- Craw R.C. (1989) Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 485–494.
- Craw R.C., Grehan, J.R., Heads, M.J. (1999) *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, New York and Oxford.
- Crisci J.V., Morrone J.J. (1992) Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, 6: 87–97.
- Crisci J.V., Sala O.E., Katinas L., Posadas P. (2006) Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, 19: 1–10.
- Crisci J.V., Katinas L. (2009) Darwin, historical biogeography, and the importance of overcoming binary oppositions. *Journal of Biogeography*, 36: 1027–1032.
- Croizat L. (1958) Panbiogeography. Vols 1, 2a, 2b. Published by the author, Caracas.
- Croizat L. (1964) *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- Dansereau P. (1957) *Biogeography: an ecological perspective*. The Ronald Press Co. New York, XIII, 394 pp.
- Darlington P.J. Jr. (1957) *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. New York, John Wiley & Sons.
- Davis A.L.V. (1990) Appendix 2. Evolution and biogeography of dung beetles in relation to vertebrate dung types with emphasis on the Scarabaeinae and Coprinae. In: Climatic change, habitat modification and relative age of dung beetle taxa (Coleoptera: Scarabaeidae, Hydrophilidae, Histeridae, Staphylinidae) in the south-western Cape. PhD Thesis. University of Cape Town, Cape Town, South Africa.
- Davis A.J., Holloway J.D., Huijbregts H., Krikken J., Kirk-Spriggs A.H., Sutton S.L. (2001) Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 593–616.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H. (2001) Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 7: 161–174.
- Davis A.L.V., Scholtz C.H., Philips, T.K. (2002) Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1217–1256.

- De la Cruz-Reyna S., Carrasco-Núñez G. (2002) Probabilistic hazard analysis of Citlaltépetl (Pico de Orizaba) volcano, Eastern Mexican Volcanic Belt. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 113 (1–2): 307–318.
- Dellacasa M. (1987) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 66: 1–456.
- Dellacasa M. (1988a) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 1–231.
- Dellacasa M. (1988b) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. First note. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 291–316.
- Dellacasa M. (1991) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Addenda et corrigenda (second note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 70: 3–57.
- Dellacasa M. (1995) Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). Addenda et Corrigenda (third note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 74, 159–232.
- Dellacasa M., Dellacasa G. (2005) Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 84: 45–101.
- Dellacasa G., Bordat P., Dellacasa M. (2001a) A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79: 1–482.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2014a) Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 0383: 1–9.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R. D. (2014b). *Oxyomus mariateresae* new species of Mexican Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 0343: 1–3.
- Deloya C. 2006. Escarabajos fitófagos del bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (Coleoptera: Scarabaeoidea). pp. 81–98. In: Castro-Ramírez A.E., M.A. Morón, A. Aragón (eds.). *Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edáficos*. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- Demant A. (1978) Características del eje neovolcánico transmexicano y sus problemas de interpretación. Universidad Nacional Autónoma de México: *Instituto de Geología Revista*, 2: 172–187.
- Demant A., Robin C. (1975) Las Fases del Vulcanismo en México; Una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el cretácico. *Revista del Instituto de Geología U.N.A.M.*, 75(1): 66–79.
- Dugès E. (1902) Algo sobre la distribución geográfica de algunas aves. *Memorias y Revista de la Sociedad Científica Antonio Alzate*, 18: 44–46.
- Edmonds W.D. (1994) Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 443: 1–105.
- Ellison A. M. (2010) Partitioning diversity. *Ecology*, 91: 1962–1963.
- Endler J.A. (1977) *Geographic variation, speciation and clines*. Monographs in Population Biology. Princeton: Princeton University Press
- Engler A. (1882) *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*. Vol. 2. Die extratropischen Gebiete der Südlichen Hemisphäre und die Tropischen Gebiete. Leipzig: Verlag von W. Engelmann.

- Escalante T. (2009) Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 551– 560.
- Escobar F. (1997) Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19: 419-430.
- Escobar F. (2005) *Diversidad, distribución y uso de hábitat de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en montañas de la Región Neotropical*. Tesis de doctorado, Instituto de Ecología, A.C, Xalapa.
- Escobar F., Lobo J.M., Halffter G. (2005) Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 327- 337.
- Escribano V., Delgado A.G.C. (1996) Aportes al conocimiento de nidos fosiles de Scarabaeidae (Coleoptera) del Terciario (Eoceno Temprano) del Chubut / Contribution to the knowledge of fossil nests of Scarabaeidae (Coleoptera) of the Tertiary (Early Eocene) of the Chubut. *Naturalia patagónica, Ciencias de la Tierra*, 4: 17-27.
- Espinosa D., Llorente J. (1993) *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM, México. D.F. 131 p.
- Espinosa, D., Ocegueda S. et al. (2008) El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. Pp.33-65. In: *Capital natural de México*, vol.1; Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Dadda, A., Cammarano P. (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 577–593.
- Evans H.E. (1966) A revision of the Mexican and Central American spider wasps of the subfamily Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae). *Memoirs of the American Entomological Society*, 20: 1-442.
- Evans G.O., Hyatt K.H. (1963) Mites of the genus *Macrocheles* Latr. (Mesostigmata) associated with coprid beetles in the collections of the British Museum (Natural History). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 9: 327-401.
- Fagan W. F., Kareiva P.M. (1997) Using compiled species lists to make biodiversity comparisons among regions: a test case using Oregon butterflies. *Biological Conservation*, 80: 249-259.
- Favila M.E. (2005) Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México. Pp. 209-219. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Ferrari L., López-Martínez M., Aguirre-Díaz G., Carrasco-Núñez G. (1999) Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in Central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*, 27 (4): 303–306.
- Ferrari L., Orozco-Esquivel T., Manea V., Manea M. (2012) The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522: 122-149.
- Ferro I., Morrone J.J. (2014). Biogeographical transition zones: a search for conceptual synthesis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(1): 1-12.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, 12: 42 - 58.
- Flores-Villela O., Goyenechea I. (2001) A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. Pp. 171-181. In: J. Johnson, R. Webb, O. Flores-Villela (eds.), *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation* University of Texas, El Paso.
- Francis A.P., Currie D.J. (1998) Global patterns of tree species richness in moist forests: another look. *Oikos*, 81: 598–602.
- Galante E., Mena J., Lumbreras C.J. (1993) Study of the spatio-temporal distribution in a coprophagous community in a mediterranean holm-oak ecosystem. *Elytron* 7: 87-97.

- Gardner T.A., Hernández M.I.M., Barlow J., Peres C.A. (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for Neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45: 883-893.
- García E. (1988) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México: UNAM.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Geissert D. (1999) Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz. Investigaciones Geográficas. *Boletín del Instituto de Geografía UNAM*, 40: 23-47.
- Geissert D., Dubroeuq D., Campos A., Meza E. (1994). *Carta de unidades geomorfo- edafológicas de la región natural Cofre de Perote, Veracruz, México*. Escala 1:75000. Instituto de Ecología, A.C. –ORSTOM- CONACYT, Xalapa, Veracruz, México.
- Geissert K. D., Enríquez E. (2011) Geomorfología, pp. 53-68. In: *La biodiversidad en Veracruz. Estudio de Estado*. Conabio, Gobierno del Estado de Veracruz, UV, INECOL. México
- Glida H., Bertrand M. (2002) The occurrence of Macrocheles mites (Acari: Macrochelidae) in relation to the activity of dung beetles: a field study in Southern France. Pp. 235-240. In: Bernini F., Nannelli R., Nuzzacci G., De Lillo E. (eds.), *Acarid Phylogeny and Evolution. Adaptations in mites and Ticks*. Kluwer Academic Publishers NL.
- Glor R.E., Warren D. (2010) Testing ecological explanations for biogeographic boundaries. *Evolution*, 65: 673–683.
- Gómez-Gómez B., López- Rojas J. (2004) Primer registro de Geotrupes (Onthotrupes) onitidipes Bates, 1887 para México (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *Entomotropica* (formerly *Boletín de Entomología Venezolana*), 19(1): 47-48.
- Gordon R.D., Howden H.F. (1973) Five new species of Mexican Aphodius (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with Thomomys umbrinus (Geomyidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 66: 436-443.
- Gordon R.D., Skelley P.E. (2007) A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 79: 1-580.
- Gotelli N.J., Colwell R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Gray J.S. (2002) Species richness of marine soft sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 244: 285-297.
- Grisebach A. (1876) La vegetación del dominio mexicano. In: Ramírez J. (comp.), *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento. México.
- Gunn B.M., Mooser F. (1970) Geochemistry of the volcanics of Central Mexico. *Bulletin Volcanologique*, 34 (2): 577-616.
- Hafner M. S., Light J.E., Hafner D.J., Brant S.V., Spradling T.A., Demastes J.W. (2005) Cryptic species in the Mexican pocket gopher Cratogeomys merriami. *Journal of Mammalogy*, 86: 1095–1108.
- Halffter G. (1964a) La entomofauna americana: ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter G. (1964b) Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais do II Congresso Latinoamericano de Zoología* (São Paulo) 1: 51-61.
- Halffter G. (1965) Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 26: 1-16.

- Halffter G. (1972) Eléments anciens de l'entomofaune néotropicale: Ses implications biogéographiques. Pp. 1-40. In: *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. 17ème Congrès International de Zoologie, MonteCarlo.
- Halffter G. (1974) Eléments anciens de l'entomofaune néotropicale: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*, 10: 223-262.
- Halffter G. (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna americana. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter G. (1977) Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13(3): 231-253.
- Halffter G. (1978) Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 219-222.
- Halffter G. (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp. 87-97. In: J.J. Morrone & J. Llorente-Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Halffter G., Matthews E.G. (1966) The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12/14: 1-312.
- Halffter G., Ezcurra E. (1992) ¿Qué es la biodiversidad? Pp. 3-24. In: G. Halffter (coord.), *La diversidad biológica de Iberoamérica I*. Acta Zoológica Volúmen Especial, CYTED-D, Instituto de Ecología, Secretaría de Desarrollo Social, México.
- Halffter G., Arellano L. (2002) Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica*, 34(1): 144-154.
- Halffter G., Edmonds W. D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D.F. 176 pp.
- Halffter G., Favila M.E., Arellano L. (1995) Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
- Halffter G., Moreno C.E. (2005) Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp. 5-18. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Halffter G., Soberón J, Koleff P., Melic A. (eds.), (2005) *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 242 p.
- Halffter G., Llorente-Bousquets J., Morrone J.J. (2008) La perspectiva biogeográfica histórica. Pp. 67-86. In: *Capital Natural de México, Vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. CONABIO, México, D.F.
- Halffter G., Martínez A. (1962) Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel (Coleopt., Scarab., Geotrup.). *Ciencia*, 11(4): 145-159.
- Hammond P.M. (1976) Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Peringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung beetles. *Coleopterists Bulletin*, 30: 245-249
- Hanski I., Cambefort Y.(eds.).(1991) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 481 pp.
- Harper J.L., Hawsworth D.L. (1994) Biodiversity: measurement and estimation (preface). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345: 5-12.

- Harte J., Kinzing A.P. (1997) On the implications of species area relationships for endemisms, spatial turnover and food web patterns. *Oikos*, 80: 417-427.
- Heilprin A. (1887) *The geographical and geological distribution of animals*. International Scientific Series, New York and London.
- Heine K., Heide-Weise H. (1973) Secuencias de erupciones en el volcán de La Malinche y en la Sierra Nevada durante los últimos 40,000 años. *Fundación Alemana para la Investigación Científica*, México, Comunicaciones, 7: 551–558.
- Henderson I. (1989) Quantitative panbiogeography: an investigation into concepts and methods. *New Zealand Journal of Zoology*, 16: 495-510.
- Herzog S.K., Hamel-Leigue A.C., Larsen T.H., Mann D.J., Soria-Auza R.W., Gill B.D., Spector S. (2013). Elevational distribution and conservation biogeography of Phanaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Bolivia. *PloS one*, 8(5): e64963.
- Heywood V.H. (1994) The measurement of biodiversity and the politics of implementation. Pp 15- 22. In: P.L. Forey, C.J. Humphries, R.I. Vane-Wright (eds.), *Systematics and conservation evaluation*. Systematics Association, Special Vol. 50, Clarendon Press, Oxford.
- Hilger W. (1973) Observaciones respecto a la geología de la región Puebla-Tlaxcala *Fundación Alemana para la Investigación Científica*, México. Comunicaciones, 7: 3–6.
- Hill M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hoffmann C.C. (1936) Relaciones zoogeográficas de los lepidópteros mexicanos. *Anales del Instituto de Biología*, UNAM 7: 47–58.
- Hoffmann A., De Barrera I.B., Méndez C. (1972) Nuevos hallazgos de ácaros en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 33: 151-159.
- Hoffmann A., López-Campos G. (2000) *Biodiversidad de los ácaros en México*. CONABIO-UNAM, México, D.F.
- Holt B.G., Lessard J.P., Borregaard M.K., Fritz S.A., Araújo M.B., Dimitrov D., Fabre P.H., Graham C.H., Graves G.R., Jönsson K.A., Nogués-Bravo D., Wang Z., Whittaker R.J., Fjeldsø R.J., Rahbek C. (2013) An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339: 74–78.
- Hortal J., Lobo J.M. (2002) Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología* (n.s.), 16: 151-178
- Höskuldsson A., (1992) *Le complexe volcanique Pico de Orizaba-Sierra Negra-Cerro las Cumbres (Sud-Est Mexicain) : Structure, dynamismes éruptifs et évaluations des aléas*. Thèse doctorale, Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, France, 220 pp.
- Höskuldsson A., Robin C. (1993) LatePleistocene to Holocene eruptive activity of Pico de Orizaba, Eastern Mexico. *Bulletin of Volcanology*, 55: 571-587.
- Howden H.F. (1955) Cases of interspecific "parasitism" in Scarabaeidae (Coleoptera). *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 31: 64-66.
- Howden H.F. (1964) The Geotrupinae of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 39: 2-91.
- Howden H.F. (1974) Additional records and descriptions of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 5(4): 567- 573.
- Howden H.F. (1980) Key to the Geotrupini of Mexico and Central America, with the description of a new species. *Canadian Journal of Zoology*, 58 (11): 1459- 1563.

- Howden H. F. (2003) Geotrupinae. Pp. 95-106. In: M.A. Morón (ed.), *Atlas de los escarabajos de México (Coleoptera: Lamellicornia: Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae)*, Vol. II. Argania Editio, Barcelona
- Hubbard B.E., Sheridan M.F., Carrasco-Núñez G., Díaz-Castellón R., Rodríguez S. R. (2007). Comparative lahar hazard mapping at Volcan Citlaltépetl, Mexico using SRTM, ASTER and DTED-1 digital topographic data. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 160(1): 99-124.
- Huerta J.L. (2015) Análisis ecológico y biogeográfico de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae) asociados a madrigueras de tuzas (Rodentia: Geomyidae) en la ladera oriental de la montaña Cofre de Perote. Tesis de maestría, à soutenir. INECOL, A.C.
- Hurlbert S.H. (1971) The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-585.
- Huxley T.H. (1868) On the classification and distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 296–319.
- ITIS (2015) Integrated Taxonomic Information System. <http://www.itis.gov/>
- Janssens A. (1954). Contribution à l'étude des Coléoptères Lamellicornes. XVII. Description d'une nouvelle et curieuse espèce d'Onthophagus du parc national de l'Upemba et considérations sur l'évolution et la convergence de certains Coléoptères Scarabaeinae. Livre jubilaire V. Van Straelen, Institut royal de Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles : 971-976.
- Jarvis M.C., Millar A.M. Sheahan J., Ploetz K., Ploetz J., Watson R.R., Palma R.M., Pascario C.A., García J.A., López Ramírez A., Orr B. (2004) Edible wild mushrooms of the Cofre de Perote region, Veracruz, Mexico: an ethnomycological study of common names and uses. *Economy Botany*, 58: 111- 115.
- Jáuregui E. (1968) *Mesoclima de la región Puebla-Tlaxcala*. México: Instituto de Geografía, UNAM.
- Jay-Robert P., Lobo J.M., Lumaret J.P. (1997) Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic Alpine Research*, 29: 196–205.
- Jay-Robert P., Lumaret J.-P., Lebreton J.-D. (2008) Spatial and Temporal Variation of Mountain Dung Beetle Assemblages and Their Relationships with Environmental Factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101 (1): 58-69.
- Johnson L.E. (1970) *Morfogénesis y clasificación de algunos perfiles derivados de cenizas volcánicas del Pico de Orizaba, Puebla y Veracruz*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.78pp.
- Jost L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–374.
- Jost L., González-Oreja J.A. (2012) Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*, 56 (1-2): 3–1.
- Krebs, C.J. 1978. *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York.
- Kadiri N., Lobo J.M., Lumaret J.P. (1997) Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18: 107-119.
- Kohlmann B. (1984) Biosistemática de las especies norteamericanas del género *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 60: 3-81.
- Kohlmann B., Halffter G. (1990) Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: The cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaestiones Entomologicae*. 26: 1-20.
- Kohlmann B., Wilkinson J. (2003). *Fronteras biogeográficas: coincidencia entre factores climáticos, topográficos, geológicos e históricos. Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 221-226.

- Koleff P. (2002) *Spatial species turnover: Patterns, determinants, and implications*. Tesis de doctorado, University of Sheffield, R.U.
- Koleff P., Soberón J. et al. (2008) Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. Pp. 323-364. In: *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México.
- Krebs C.J. (1978) *The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York.
- Krebs C.J. (1989) *Ecological Methodology*. HarperCollins, Nueva York.
- Krebs C.J. (2001) *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco, 38 p.
- Krell F.-T. (2000) The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871–905.
- Lachniet M.S., Vázquez-Selem L. (2005) Last glacial equilibrium lines altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia and Venezuela). *Quaternary International*, 138-139: 129-144.
- Lauer W., Stiehl E. (1973) La clasificación del clima en la región Puebla-Tlaxcala. *Fundación Alemana para la Investigación Científica, México*. Comunicaciones, 7: 37–46.
- Lieberman B.S. (2004) Range expansion, extinction, and biogeographic congruence: a deep time perspective. Pp 111-124. In: Lomolino M.V., Heaney L.R. (eds.), *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Liebherr J.K. (1994a) Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist*, 126: 841-860.
- Liebherr J.K. (1994b) Identification of New World Agonum, review of the Mexican fauna, and description of Incagonum, new genus, from South America (Coleoptera: Carabidae, Platynini). *Journal of the New York Entomological Society*, 102 : 1-55.
- Llorente-Bousquets J. (1984) Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia del género Enantia Huebner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 58: 1-207.
- Llorente J.E., Luis A.M. (1993) Conservation-oriented analysis of Mexican butterflies: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea). Pp. 147-177. In: T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa (eds.), *Biological Diversity of México: Origins and Distribution*. Oxford University Press.
- Llorente Bousquets J. (1996) Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? Pp 41–56. In: Llorente Bousquets J., García Aldrete A.N., González Soriano E. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Lobo J.M., Martín-Piera F., Veiga C.M. (1988) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 25(1): 77-100.
- Lobo J., Halfpeter G. (1994) Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 62: 1-9.
- Lobo J.M., Halfpeter G. (2000) Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- López-Guerrero I., Zunino M., Halfpeter G. (2009). Taxonomic Use of Genitalic Characters in Mexican Copris (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae): The Case of Copris klugi sierrensis Matthews and the C. armatus species complex. *The Coleopterists Bulletin*, 63(2): 203-212.

- Loreau M. (2000). Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters*, 3: 73-76.
- Lozano-García M.S., Vázquez-Selem L. (2005) A high elevation pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene*, 15: 329-338.
- Lumaret J.-P. (1980) Les Bousiers. Collection Faune et Flore, Balland édit., Paris. 130 p.
- Lydekker R. (1896) *A geographical history of mammals*. Cambridge, Cambridge University Press, UK.
- MacArthur R.H. (1957). On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 43: 293-295.
- Machado-Allison C.E. (1964) Tres nuevos acaros Mesostigmata entomófilos de Mexico Diplogyniidae y Macrochelidae. *Ciencia, México*, 23: 152-158.
- Macías J.L. (2005) Geología e historia eruptiva de algunos de los grandes volcanes activos de México. *Boletín de la Sociedad Geológica de México*, Volumen Conmemorativo del Centenario, Temas Selectos de la Geología Mexicana, LVII (3): 379-424.
- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres.
- Magurran A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, 256 p.
- Martín-Piera F., Lobo J.M. (1993) Altitudinal distribution patterns of copronephage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopterists Bulletin*, 47: 321-334.
- Martín-Piera F., Lobo, J.M. (1996) A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19 (1): 13-31.
- Márquez J., Morrone J.J. (2003). Análisis panbiogeográfico de las especies de Heterolinus y Homalolinus (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 90: 15-25.
- Marchisio R., Zunino M. (2012) Il genere Copris Müller: tassonomia, filogenesi e note di zoogeografia. *Word Biodiversity Monographs*, 2: 1-174.
- Martínez I., Lumaret J.-P. (2003). Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). Pp. 15-18. In: *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. Sociedad Entomológica Aragonesa, SEA.
- Matthews E.G. (1961) A revision of the genus Copris Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, 41: 1- 137.
- Matthews E.G. (1962) A revisión of the genus Copris Muller of the Western Hemisphere (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologica Americana*, 41: 31- 71.
- Matthews E.G. (1976) A revision of the Scarabaeine Dung Beetles of Australia III. Tribe Coprini. *Australian Journal of Zoology*, 24(38) 1- 52.
- May R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. Pp. 81-120. In: Cody M., Diamond J. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr E. (1944) Wallace's Line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology*, 19: 1-14.
- Méndez Olivo C. (1968) Notas sobre Macrocheles de México (Acari: Macrochelidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México*, 15: 135- 183.
- Metcalf S.E., O'Hara S.L., Caballero-Miranda M., Davies S.J. (2000) Records of Late Pleistocene- Holocene climatic change in Mexico – A review. *Quaternary Science Reviews*, 19: 699-721.

- Metcalfe S. 2006. Late Quaternary environments in the Northern Desert and Central Transvolcanic Belt in Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 258-273.
- Misof B., Liu S., Meusemann K., Peters R. S., Donath A., Mayer C., . Ott M. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210): 763-767.
- Moctezuma V. (2014) *Diversidad Biológica y Biogeográfica de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea y Siphidae) de dos montañas de la parte Oriental del Sistema Volcánico Transversal, México*. Tesis de maestría, INECOL, A.C.
- Montero García I.A. (2008) *Apuntes al mapa Cuauhtínchan II, entre la ciencia y lo sagrado*. Mesoamerican Research Foundation, México. 263 pp.
- Monterrubio T.C. (1995) *Biología y distribución de la Tuza Queretana Cratogeomys neglectus (Rodentia: Geomyidae) en Pinal de Amoles, Quereétaro, México*. B.S. thesis, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco; División de Ciencias Biológicas y de la Salud, 71 pp.
- Mooser F. (1972) The Mexican Volcanic Belt: Structure and tectonics. *Geofísica Internacional*, 12(2): 55-70.
- Mooser F., Montiel A., Zuñiga A. (1996) *Nuevo mapa geológico de las cuencas de México, Toluca y Puebla: estratigrafía, tectónica regional y aspecto geotérmicos*. México: Comisión Federal de Electricidad (CFE).
- Morán-Zenteno D.J. (1994) Geology of the Mexican republic. American Association of Petroleum Geologist. *Studies in Geology*, 39, 160 pp.
- Moreira-Muñoz A. (2007) The Austral floristic realm revisited. *Journal of Biogeography*, 34: 1649–1660.
- Moreno C. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T Manuales y Tesis. *Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)*. Zaragoza, España. 83 pp.
- Moreno C.E., Halffter G. (2000) Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- Moreno C.E., Rodríguez P. (2010) A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia* 163: 279-282.
- Moreno C.E., Barragán F., Pineda E., Pavón N.P. (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4): 1249-1261.
- Morrone J.J. (2004a) *Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México.
- Morrone J.J. (2004b). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48: 149-162.
- Morrone J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.
- Morrone J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467-494.
- Morrone J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press.
- Morrone J.J (2010) Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33: 355–361.
- Morrone J.J. (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782: 1–110.
- Morrone J.J (2014c) On biotas and their names. *Systematics and Biodiversity*, 12: 386–392.
- Morrone J.J. (2015). Halffter's Mexican transition zone (1962–2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. doi: 10.1111/jzs.12098, 1-9 p.

- Morrone J.J., Márquez J. (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and biogeographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650.
- Morrone J.J., Gutiérrez A. (2005) Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 32: 1315-1325.
- Morrone J.J., Llorente-Bousquets J. (eds.) (2006) *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Mosiño P.A. (1974). Los climas de la República Mexicana. Pp. 57-172. In: Czerna Z., Mosiño P.A., Benassini O. (eds.), *El escenario geográfico. Introducción ecológica*. SEP-INAH, México.
- Motomura I. (1932). A statistical treatment of associations. *Japanese Journal of Zoology*, 44: 379-383.
- Mourelle C., Ezcurra E. (1997). Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, 8: 547- 558.
- Müller P. (1977) *Tiergeographie*. Teubner Studienbücher, Stuttgart.
- Müller P. (1981) *Arealssysteme und Biogeographie*. Eugen Ulmer GmbH & Co. Stuttgart.
- Nance R.D., Miller B.V., Keppie J.D., Murphy J.B., Dostal J. (2006) Acatlán Complex, southern Mexico: record spanning the assembly and breakup of Pangea. *Geology*, 34: 857-860.
- Negendank J.F. (1972) Volcanics of the valley of México, Part I: Petrography of the Volcanics. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Abhandlungen*, 116 (3): 308-320.
- Negendak J.F.W., Emmerman R., Krawczyk R., Mooser F., Tobschall H., Werle D. (1985) Geological and geochemical investigations on the Eastern Transmexican Volcanic Belt. *Geofísica Internacional*, 24(4): 477-575.
- Neyra-Jáuregui J.A. (2012) *Guía de las Altas Montañas de México y Una de Guatemala*. CONABIO. 413 pp.
- Nichols E., Gardner T.A., Peres C.A., Spector S., The Scarabaeinae Research Network (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, 118: 481-487.
- Niogret J., Bertrand M., Glida H., Lumaret J.-P. (2004) Dung or beetle that is the question. Olfactory sensitivity, a significant trait of life of the phoretic mite *Macrocheles perglaber* (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae). *Phytophaga*, 14: 215-222.
- Niogret J., Lumaret J.-P., Bertrand M. (2006) Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata) and *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae) *Chemoecology*, 16: 3 129-134
- Niogret J., Lumaret J.-P., Bertrand M. (2010) Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Pp. 343-347. In: Sabelis M.W., Bruin J. (eds.), *Trends in Acarology. Proceedings of the 12th International Congress*, 1st Edition, 2010, 650 p.
- Orme C.D.L., Davies R.G., Burgess M., Eigenbrod F., Pickup N. *et al.* (2005) Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436: 1016-1019.
- Ortega J., Arita H.T. (1998) Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79: 772-783.
- Ortega-Gutiérrez F., Ruiz J., Centeno-García E. (1995). Oaxaquia, a Proterozoic microcontinent accreted to North America during the late Paleozoic. *Geology*, 23: 1127-1130.
- Ortega F., Sedlock R.L., Speed R. C. (2000) Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico. Pp. 3-59. In: Llorente J., González E., Papavero N. (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*, vol. II. U.N.A.M.-CONABIO, México.

- Palacios D., Vázquez-Selem L. (1996) The Geomorphic Effects of the Retreat of Jamapa Glacier, Pico de Orizaba Volcano. *Geografiska Annaler, Series A, Physical Geography*, 78 (1): 19-34.
- Pardo M., Suárez G. (1995) Shape of the subducted Rivera and Cocos plates in southern Mexico: seismic and tectonic implications. *Journal of Geophysical Research*, 100: 12357–12373.
- Patton J. L. (1990) Geomyid evolution: the historical, selective, and random basis for divergence patterns within and among species. Pp. 49-69. In: E. Nevo, O.A. Reig (eds.), *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Wiley-Liss, New York.
- Peck S.B., Anderson R.S. (1985) Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247-317.
- Petrovitz R. (1961) Neue und verkannte Aphodiinae aus Allen Erdteilen (Col. Scarab.). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, 12: 99-135.
- Philips T.K., Edmonds W.D., Scholtz C.H. (2004a) A phylogenetic analysis of the New World tribe Phanaeini Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: hypotheses on relationships and origins. *Insect Systematics and Evolution*, 35: 43–63.
- Pielou E.C. (1979) *Biogeography*. John Wiley, New York.
- Pineda E., Halffter G., Moreno C.E., Escobar F. (2005) Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros; cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. Pp.177-190. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- PNUE (UNEP) (1992) *Convention on biological diversity*. United Nations Environmental Program, Environmental Law and Institutions Program Activity Centre. Nairobi.
- Potts R., Behrensmeyer A.K. (1993) Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 419-541. In: A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.D. Sues and S.L. Wing (eds.). *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Preston F.W. (1948). The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- Ramírez J. (1899). *La vegetación de México*. Secretaría de Fomento. México.
- Rapoport E. H. (1975) *Aerografía: estrategia geográfica de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rapoport E. H. (1982) *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- Reig O.A. (1962) Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2: 131–140.
- Reig OA (1981) *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata.
- Reyes-Castillo P. (1978) Revisión monográfica del género *Spurius* Kaup (Coleoptera: Passalidae). *Studia Entomologica*, 20: 269-290.
- Reyes-Castillo P., Halffter G. (1978) Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 222-226.
- Rodríguez P. (2006). *Escalas, diversidad beta y áreas de distribución de los mamíferos de América del Norte*. Tesis de doctorado, UNAM, México.
- Rodríguez P., Soberón J., Arita H.T. (2003) El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89: 241-259.

- Rodríguez S.R., Mora-González I., Murrieta-Hernández J.L. (2006) Flujos de baja concentración asociados con lluvias de intensidad extraordinaria en el flanco sur del volcán Pico de Orizaba (Citlaltépetl), México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, Número Especial de Geología Urbana*, 2: 223-236.
- Rodríguez S.R., Morales-Barrera W., Laver P., González-Mercado E. (2010) A quaternary monogenetic volcanic field in the Xalapa region, eastern Trans-Mexican volcanic belt: geology, distribution and morphology of the volcanic vents. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 197: 149–166.
- Rös M., Escobar F., Halffter G. (2012) How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*, 18(4): 377-389.
- Rosenzweig M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruelas-Inzunza E., Cruz O., Maynard L. (2000.) "AICA-150, Centro de Veracruz". In: Arizmendi M.C. & L. Márquez Valdelamar (eds.), *Aéreas de Importancia para la Conservación de las Aves en México*. Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, CONABIO, CCA, National Fish and Wildlife foundation, Bird Life International, SEMARNAP, American Bird Conservancy, National Audubon Society, Ubipro- Iztacala, Sida Natur, UNAM, United States Agency for International Development, The David and Lucille Packard Foundation, Sociedad Mexicana de Ornitología, CIPAMEX. 440 pp.
- Russell R.J. (1968) Revision of pocket gophers of the genus *Pappogeomys*. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 16: 581–776.
- Rzedowski J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Rzedowski J. (1991) Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14: 3-21.
- Rzedowski J. (1991b). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*, 15: 47-64.
- Rzedowski J. (1993) Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. Pp. 129-144. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico. Origins and distribution*. Oxford University Press, New York.
- Rzedowski J. (1998). Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 129-145. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. (eds.), *Diversidad Biológica de México, Orígenes y Distribución*. (Instituto de Biología, UNAM, México
- Rzedowski G.C., Rzedowski J. (2001) *Flora Fanerogama del Valle de México*. Instituto de Ecología, A.C., CONABIO. Pátzcuaro Michoacán. 1406 pp.
- Sanders H. L. (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, 102: 243-282.
- Sánchez Vázquez R., Pineda-López M.R., Hernández-Martínez, A. (1991) Distribución y estructura de la población de *Abies religiosa* (H.B.K.) Schl et Cham. En el Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana*, 16: 45-55.
- Sanmartín I., Ronquist F. (2004) Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53: 216–243.
- Savage J.M. (1966) The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia*, 1966: 719–766.
- Savage J.M. (1982) The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 464–547.
- Schäfer A. (1997) Biogeographie der Binnengewässer. Teubner Studienbücher der Geographie. Teubner, Stuttgart.
- Sclater P.L. (1858) On the general geographic distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Linnean Society of Zoology*, 2: 130-145.

- Schmid A., Wilson M.V. (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1- 20.
- Scholtz C.H., Chown S.L. (1995) The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. Pp. 355–374. In: Pakaluk J. & Slipinski S.A. (eds.), *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii Polska Akademia Nauk, Warsaw, Poland.
- Schuster J.C. (1992) Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: Post-Pleistocene montane refuges. Pp. 285-292. In: S.P. Darwin & A.L. Welden (eds.), *Biogeography of Mesoamerica*. The Tinker Foundation, Tulane, LA.
- Schuster J.C., Reyes-Castillo P. (1990) Coleoptera, Passalidae: Ogytes Kaup, revisión de un género mesoamericano de montaña. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*, 40: 1-49.
- SEMARNAT (2002) Norma Oficial Mexicana NOM-059, Protección Ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión exclusión o cambio, lista de especies en riesgo. Diario Oficial, miércoles 6 de marzo 2002. Segunda sección.
- Siebert L., Carrasco-Núñez G. (2002) Late-Pleistocene to pre-Columbian behind-the-arc mafic volcanism in the eastern Mexican Volcanic Belt; implications for future hazards. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 115: 179–205.
- Siebert L., Calvin C.L., Kimberly P., Luhr J.F., Kysar M.G. (2003) *Volcanoes of Mexico* (CD-ROM): Smithsonian Institution, Global Volcanism Program, Digital Information Series, GVP-6.
- Simberloff D. (1983) Biogeography: The unification and maturation of a science. Pp. 411-473. In: A.H. Brush & G.H. Clark (eds.), *Perspectives in ornithology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Simpson G. G. (1943) Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, 241: 413-429.
- Simpson G. G. (1950) History of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*, 38: 361-389.
- Simpson G.G. (1965) *The geography of evolution*. Philadelphia: Chilton.
- Smith A.B.T. (2009) Checklist and Nomenclatural Authority File of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm. Version 4. Electronically published, Ottawa, Canada. 97 pp., available online at <http://museum.unl.edu/research/entomology/SSSA/nearctic.htm>
- Skelley P.E., Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R.D. (2007). Checklist of the Aphodiini of Mexico, Central and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 14: 1-14.
- Soberón J., Llorente J. (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Soberón J., Llorente J., Luis A.M. (2005). Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. Pp. 231-237. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Solbrig O. T. (1991) *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. IUBS- SCOPE-UNESCO, Cambridge, 124 pp.
- Southwood T.R.E. (1978). *Ecological methods*. Chapman & Hall, London.
- Stebnicka Z., Howden H.F. (1995) Revision of Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegialiini and Proctophanini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae). *Invertebrate Taxonomy*, 9: 709-766.
- Takhtajan A. (1986). *Floristic regions of the world*. Berkeley: University of California Press.

- Thomas O. (1892) Diagnosis of a new Mexican Geomys. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 6, 10: 196–197.
- Tipper J. C. (1979) Rarefaction and rarefaction-The use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology*, 5: 423-434.
- Toledo V.M. (1982) Pleistocenic changes of vegetation in tropical Mexico; Pp. 93-111. In: Prance G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.
- Tokeshi M.(1999) *Species Coexistence: ecological and evolutionary perspective*. London: Blackwell Science Ltd. 454 p.
- Tuomisto H. (2010a) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33:2-22.
- Tuomisto H (2010b) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography*, 33: 23–45
- Trotta-Moreu N., Montes de Oca E., Martínez I. M. (2007) Ecological and Reproductive characteristics of Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus Jekel 1865 (Coleoptera: Geotrupidae: Geotrupinae) on the Cofre de Perote Volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, 61(3), 435-446.
- Trotta-Moreau N. (2010) *Biodiversidad de los Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) en México*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. Tesis doctoral.
- Trotta-Moreu N., Cabrero-Sañudo F.J. (2010) The species description process of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(2): 299-308.
- Trotta-Moreu N., Lobo J.M. (2010) Deriving a species richness distribution from the overlap of individual model predictions: The distribution of Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) species in Mexico. *Environmental Entomology*, 39: 42-49.
- Trotta-Moreu N., Lobo J.M.,Cabrero-Sañudo F.J. (2008) Distribución conocida y potencial de las especies de Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en México. *Acta Zoológica Mexicana* (ns), 24(2): 39-65.
- Vargas- Márquez F. (1997) *Parques Nacionales de México. Vol.1 Zonas Centro, Occidente y Oriente; aspectos físicos, sociales, legales, administrativos, recreativos, biológicos, culturales, situación actual y propuestas en torno a los parques nacionales de México*. Instituto Nacional de Ecología, Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (Semarnat) 343 pp.
- Vázquez-Selem L., Heine K. (2004) Late Quaternary glaciation in Mexico. Pp.233-242. In: Ehlers J. & P.L. Gibbard (eds.), *Quaternary glaciations: Extent and Chronology, Part III: South America, Asia, Africa, Australia, Antarctica*.Elsevier, Amsterdam.
- Vázquez-Selem L. (2009) Las glaciaciones y el paisaje glacial. Pp. 7-9. In: Luna P., A. Montero, R. Junco (coords), *Las aguas Celestiales, Nevado de Toluca*. Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), Arqueología subacuática. México D.F. 165 pp.
- Veech J.A., Crist T.O. (2009) PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>
- Veiga C.M., Lobo J.M., Martín-Piera F. (1989) Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.) II: Análisis de efectividad. I. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 26(1): 91-109.
- Villegas-Guzmán G.A., Francke O.F., Pérez T.M., Reyes-Castillo P. (2012) Co-adaptation between mites (Arachnida: Klinckowstroemiidae) and Passalidae beetles (Insecta: Coleoptera). *Revista de Biología Tropical*, 60(2): 599-609.
- Villers Ruíz L., Rojas García F., Tenorio Lezama P. (2006) *Guía Botánica del Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala-Puebla*. Universidad Nacional Autónoma de México. Centro de Ciencias de la Atmósfera e Instituto de Biología. 196 pp.

- Vršanský P., van de Kamp T., Azar D., Prokin A., Vidlička L. U., Vagovič P. (2013). Cockroaches Probably Cleaned Up after Dinosaurs. *PloS one*, 8(12): e80560.
- Wallace A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. London, Macmillan. Vol. 2.
- Weber M. (1902) *Der Indo-australische Archipel und die Geschichte seiner Tierwelt*. Jena: stav Fischer.
- Wendt T. (1993) Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic Slope rain forests. Pp. 595-680. In: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A., Fa J. (eds.), *Biological Diversity of México. Origins and distributions*. Oxford University Press, New York.
- Whitehead D.R., Ball G.E. (1997) The Middle American genus *Onypterygia* Dejean (Insecta: Coleoptera: Carabidae: Platynini): A taxonomic revision of the species, with notes about their way of life and geographical distribution. *Annals of Carnegie Museum*, 66: 289-409.
- Whittaker R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- Whittaker R.H. (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213- 251.
- Whittaker R.J., Willis K.J., Field R. (2001) Scale and richness: Towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Williams C.B. (1964). *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*. Academic Press, London.
- Williams P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breath of biogeogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society London B* 263: 579-588.
- Yañez-García C., García-Durán S. (1982) *Exploración de la Región Geotérmica Los Humeros-Las Derrumbadas, Estados de Puebla y Veracruz*. Comisión Federal de Electricidad. Internal Report.
- Yarza E. 1992. *Volcanes de México*. Instituto de Geografía, UNAM, México, 173 pp.
- Yarza E. 2003. Los volcanes del Sistema Volcánico Transversal. *Investigaciones geográficas*, (50): 221-234.
- Zunino M. (1981) Note su alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie, *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 6: 75-86.
- Zunino M. (2013) The first dung beetle retrieved from Coprinisphaeridae ichnofossils: *Phanaeus violetae* n. sp. (Coleoptera: Scarabaeinae) from Ecuadorian Cangahua balls. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 29 (1): 219- 226.
- Zunino M. (1984) Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 2: 9-162.
- Zunino M., Halfpeter G. (1988) *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Monografía IX: 1-211. Museo Regionale di Scienze Naturali, Turín.
- Zunino M., Halfpeter G. (1997) Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 11: 157-178.
- Zunino M., Halfpeter G. 2007. An analysis of the relationships between *Onthophagus* beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) and vertebrate burrows and caves. *Elytron*, 21: 17-55.
- Zunino M., Zullini A. (2003) *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.

11. Annexes

Annexe 1

ANNEXE 1. Abondances des espèces, par montagne, versant et niveau altitudinal.

	Cofre de Perote			
	au vent (E)		sous le vent (W)	
	INF	SUP	INF	SUP
APHODIINAE				
<i>A. azteca</i>	0	102	0	0
<i>A. ornatus</i>	2	0	0	4
<i>B. charmionus</i>	0	0	0	0
<i>B. guatemalensis</i>	0	0	0	0
<i>B. saylorea</i>	0	0	0	0
<i>C. hogei</i>	83	3	0	191
<i>G. barrera</i>	0	29	0	0
<i>G. pierai</i>	0	89	0	2
<i>G. bimaculosus</i>	0	0	0	0
<i>G. opisthius</i>	2	0	0	0
<i>L. pseudolividus</i>	0	0	0	0
<i>N. inurbanus</i>	0	0	0	1
<i>N. perotensis</i>	0	102	0	0
<i>Oscarinus indutilis</i>	0	1	0	0
<i>O. setosopunctatus</i>	0	0	0	0
<i>P. vittatus</i>	0	1	0	0
<i>T. alfonsinae</i>	0	0	0	0
<i>T. hansferyi</i>	0	1	0	0
<i>T. glyptus</i>	7	0	0	5

[illegible]

Pico de Orizaba			
au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP
31	36	0	34
15	0	4	29
1	0	0	0
34	0	0	0
2	0	0	0
21	16	0	0
0	0	38	0
0	0	0	0
16	0	0	0
102	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	1	0	0
15	1	0	0
2	3	0	0
0	0	1	5
0	0	0	0
0	0	0	0

Sierra Negra			
au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP
0	11	0	2
0	37	5	1
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	1	0	0
0	52	0	0
0	24	0	1
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	1	0
0	0	0	0
0	3	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	2
0	0	0	0
0	0	0	0

	Cofre de Perote			
	au vent (E)		sous le vent (W)	
	INF	SUP	INF	SUP
SCARABAEINAE				
<i>C. armatus</i>	0	0	0	0
<i>O. hippopotamus</i>	0	116	0	16
<i>O. mexicanus</i>	0	0	0	0
<i>O. aureofuscus</i>	0	0	105	9
<i>O. bolivari</i>	0	0	0	0
<i>O. chevrolati</i>	362	51	53	114
<i>P. amethystinus</i>	0	0	0	0
<i>P. quadridens</i>	0	0	0	0
<i>O. lecontei</i>	0	0	7	0
GEOTRUPINAE				
<i>C. bolivari</i>	1	3	4	1
<i>H. rufoclavatus</i>	4	20	0	0
<i>O. herbeus</i>	5	4	0	2
<i>O. nebularum</i>	0	2	0	0
<i>O. sallei</i>	0	5	0	0

Malinche			
au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP
61	0	37	0
3	0	0	16
11	0	0	0
0	0	0	0
18	4	144	6
112	10	187	11
0	0	0	0
4	0	0	0
126	0	0	1
0	0	0	0
6	0	21	3
0	0	0	0
3	1	8	7
0	1	2	2
0	0	0	0

Pico de Orizaba			
au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP
0	0	0	0
0	5	0	5
0	0	0	0
0	0	13	0
0	0	0	0
227	13	66	116
2	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	1	0
1	3	0	0
14	3	4	273
102	1	3	0
0	0	0	0

Sierra Negra			
au vent (E)		sous le vent (W)	
INF	SUP	INF	SUP
0	0	4	0
0	61	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
93	38	38	4
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0
1	0	0	0
0	0	0	0
0	2	0	0
0	0	0	0
0	0	0	0

Annexe 2

**Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari,
Mesostigmata).**

Bulletin de la Société entomologique de France, 119(3) : 363-380.

Arriaga-Jiménez, Roy, Lumaret & Bertrand

Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari, Mesostigmata)

by Alfonsina ARRIAGA-JIMENEZ, Lise ROY, Jean-Pierre LUMARET
& Michel BERTRAND

UMR 5175 CEFE CNRS, Laboratoire de Zoogéographie, Université Montpellier Paul-Valéry,
F – 34199 Montpellier cedex 5

<ponchis.arriaga@gmail.com> <lise.roy@univ-montp3.fr> <jean-pierre.lumaret@univ-montp3.fr>
<michel.bertrand@univ-montp3.fr>

Abstract. – In the general frame of studies on phoretic behavior and consequences on fauna and diversity, the authors have studied the Mexican macrochelids (Acari, Macrochelidae) phoriont of dung beetles in high altitudes (1700-3500 m). On the 1483 dung beetles collected, solely forty individuals, belonging to large beetle species, were found with mites attached. Among the nine species of the genus *Macrocheles* identified, six of them are new to science. Some of them belong to “*dimidiatus*” species group which is an American endemic, and more or less specialized as phoretic on the American Phanaeid beetles. Here, the sampling was carried on above the upper limit of these beetles. Six new species, *Macrocheles imeldae* n. sp., *M. violetae* n. sp., *M. simplissimus* n. sp., *M. simplisetosus* n. sp., *M. neomexicanus* n. sp. and *M. perciliatus* n. sp. are described and illustrated. Complements are given to the description of *M. filipponii* Evans & Hyatt.

Résumé. – Les Macrochéliques phorétiques des écosystèmes d’altitude du Mexique (Acari, Mesostigmata). Dans le cadre d’une étude des comportements phorétiques et de leurs conséquences sur la faune et sa diversité, les Macrochéliques mexicains (Acari, Macrochelidae) phorétiques des bousiers à haute altitude (1700-3500 m) ont été étudiés. Neuf espèces du genre *Macrocheles* ont été identifiées sur 40 des 1483 bousiers examinés, toutes phorétiques d’Insectes de grande taille. Six sont nouvelles pour la science. Certaines appartiennent au groupe d’espèces “*dimidiatus*” qui est considéré comme un groupe endémique américain, plus particulièrement inféodé au genre *Phanaeus*, alors que notre échantillonnage a été effectué au-dessus de la limite altitudinale de ce genre. Les nouvelles espèces *Macrocheles imeldae* n. sp., *M. violetae* n. sp., *M. simplissimus* n. sp., *M. simplisetosus* n. sp., *M. neomexicanus* n. sp. et *M. perciliatus* n. sp., sont décrites et illustrées. Des compléments sont donnés à la description de *M. filipponii* Evans & Hyatt.

Keywords. – Macrochelidae, phoretic mites, taxonomy, dung beetles, Mexico, Transverse Mexican volcanoes belt.

Many organisms use phoresy for reaching remote resource. Thus, most coprophilous or fimicolous macrochelid mites use dung beetles or winged insects to find the numerous preys hosted in dung pads, notably the nematodes and fly larvae, or eggs of small coprophilous organisms. Two main strategies are observed.

– The generalists: in few days, the gravid macrochelid females are attracted by the host, the eggs laid in the new dung pad giving females, giving themselves parthenogenetic males, and the newly mated females, attracted by insect host, start colonizing new pads.

– The specialists: when the beetles bury the dung in soil, the phoretic species may colonize this dung and stay, and thus they depend closely on the phoriont for leaving the nest with the new imagos. The specialists are hosted by selected phoriont.

Among the American macrochelids, some are American endemics, as well at the generic level, *i.e.* the genus *Holocaelaeno* Berlese, 1910 (KRANTZ, 1967), or at infrageneric level as the *dimidiatus* group (genus *Macrocheles* Latreille, 1829) (KRANTZ, 2007). Several species of this latter taxon were described from the phanaeine beetles that are American endemic scarabaeoid coleopterans (KRANTZ, 2007).

EVANS & HYATT (1963) have distinguished three groups of macrochelids:

- the American *mitis* group (cheliceral brush long, filamentous and extending up to or beyond the distal end of the movable digit of the chelicera; dorsal shield with 29 pairs of setae; genu IV with seven setae);
- the cosmopolitan *glaber*-group (dorsal shield with 28 pairs of setae, *J2* absent);
- the *bregetovae*-group (dorsal shield with 29 pairs of setae, *J2* present).

The *mitis* group is now synonymous with *Holocaelaeno* and it is an American endemic genus (KRANTZ, 1967); the *glaber*-group is the main group, with an imprecise definition, wide enough to accept a large amount of species; the *bregetovae* group was redefined. The latter was reconsidered, redefined and augmented with some species previously described as belonging to the *glaber* group by EVANS & HYATT (1963). These species share morphological general pattern and form a “group of species”: the *dimidiatus* species-group (KRANTZ, 2007). All these species originated from North, Central or South America. Further, MACHADO-ALLISON (1964) and MÉNDEZ-OLIVÓ (1968) identified and described some Mexican species (table I). The species belonging to the *dimidiatus* group are mainly associated with phanaeid phorionts.

During the survey on dung-beetle communities more or less linked with gophers at high altitude in the Transverse Volcanoes Belt (ARRIAGA *et al.*, 2012), several species of Macrochelidae were collected, with representatives of the *dimidiatus*-group, bore by dung beetles. This paper gives the first result of the study, with the description of six species new for science, above the upper limit of distribution of the usual host of the *dimidiatus*-group which is about 2400 m (ARRIAGA *et al.*, 2012).

Table I. – The Mexican species of Macrochelidae (genus *Macrocheles*) and their phorionts (*: *dimidiatus* group, **: cosmopolitan species; ***: Mexican *Phanaeus* species that were revised and partially synonymized by EDMONSON, 1994).

Species	Mexican hosts	References
<i>Macrocheles austroamericanus</i> *	<i>Phanaeus telamon</i> , <i>P. scintillans</i> ***	EVANS & HYATT, 1963
<i>M. boneti</i> Méndez, 1968	<i>Dichotomius carolinus</i> , <i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968
<i>M. dimidiatus</i> *	<i>Phanaeus</i> spp., <i>P. amithaon</i> Harold, 1875***	EVANS & HYATT, 1963
<i>M. filipponii</i> *	<i>Dichotomius carolinus</i> , <i>Eurysternus claudicans</i>	EVANS & HYATT, 1963
<i>M. halffteri</i> Machado-Allison, 1964 *	<i>Phanaeus mexicanus</i> Harold, 1863***	MACHADO-ALLISON, 1964
<i>M. hechti</i>	<i>Canthon humectus</i> (Say, 1831)	MACHADO-ALLISON, 1964
<i>M. hoffmannae</i> Méndez, 1968 *	<i>Dichotomius carolinus</i> , <i>Phanaeus mexicanus</i> ***	MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968
<i>M. jalisciensis</i> Méndez, 1968	<i>Dichotomius carolinus</i>	MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968
<i>M. mexicanus</i>	<i>Phanaeus palliatus</i> Sturm, 1843***	EVANS & HYATT, 1963
<i>M. muscaedomesticae</i> **	<i>Aphodius subterraneus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Onthophagus</i> sp., <i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758), <i>Scarabeus</i> sp., <i>Silpha obscura</i> Linnaeus, 1758	MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968
<i>M. insignitus</i> **	Nests of <i>Neotoma albigula</i> Hartley, 1894 (Rodentia, Cricetidae)	QUINTERO <i>et al.</i> , 2001
<i>M. merdarius</i> **		
<i>M. penicilliger</i> **		

MATERIALS AND METHODS

In the general frame of the study of the distribution of dung beetles in high altitude environment, four volcanic mountains were sampled, each at two different altitudes between 2500 to 3500 m with ten pitfall traps baited with dung per site; the trap sampling was completed

with direct active collection method. Field work was done from June to August 2012 in the mountains of the east region of the Transmexican Volcanic Belt: Pico de Orizaba (5636 m, last eruption: 1846), Sierra Negra (4585 m), Cofre de Perote (4282 m, last eruption: 1150) and La Malinche (4461 m, last eruption: 3000 years ago) (fig. 1). The vegetation cover of the sampled sites differs: in Pico de Orizaba forestal environment is characterized by *Pinus montezumae* Lamb., *Alnus acuminata* Kunth and *Juniperus monticola* Martinez, alpine meadows and a mosaic of forest and abandoned croplands; in Sierra Negra, sampling sites were in *Cupressus* sp. forest and in the shrublands surrounded by *Pinus* forest; in Cofre de Perote, the traps were placed in shrublands surrounded by *Pinus teocote* Schiede ex Schltdl. & Cham. forest. Each dung beetle was checked for mites and then determined by G. Halfpfer. Once separated, the mites identified as Macrochelids were cleared in lactic acid and mounted for microscopy on slides, then identified by M. Bertrand. Half of the sampled mites was preserved for future molecular investigation. Holotypes are conserved in the Colección Nacional De Acaros UNAM, Mexico. The reference collection is maintained at the Laboratory of Zoogeography, Montpellier III University. Microscopic studies were carried on with Wild EB microscope, measures using calibration with Motic camera in temporary preparations in lactic acid. Dissected specimens were mounted in Hoyer's liquid.

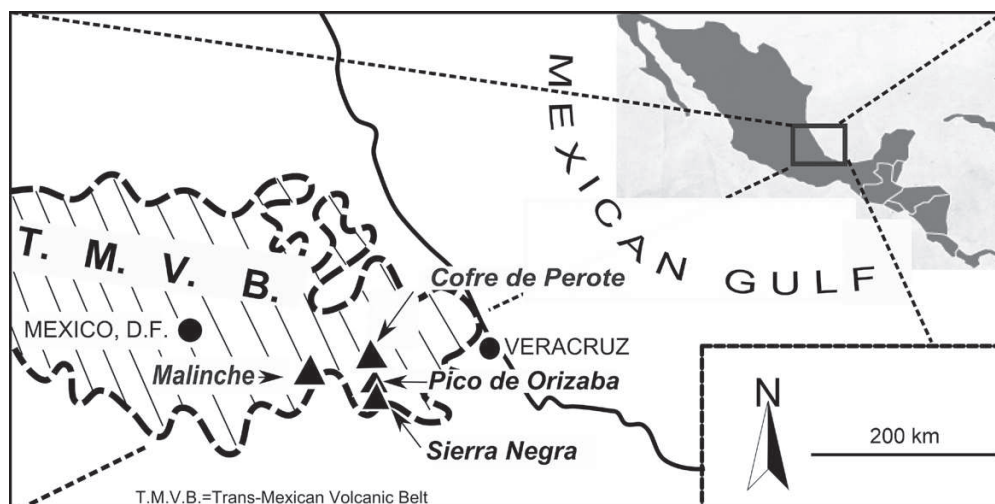


Fig. 1. – Situation map of the sampled volcanoes in the South-Eastern Transmexican Volcanic Belt.

The description of the species follows the general nomenclature of Macrochelids as established by BERLESE (1918), HALLIDAY (1986), KRANTZ (2007), LINDQUIST *et al.* (2009) and WALTER (2005) (fig. 2-5).

Used abbreviations. – *ad1*, *ad2*, *al*, antero-dorsal and anterolateral setae (antiaxial = “alpha” and paraxial = “pi” in the IVth leg genual); *ar1*, *ar2*, arthrodial brushes; *cj3*, anterior cell-like depression; *d*, dorsal; *j1-j6*, centro-dorsal setae of anterior dorsal shield; *J1-J6*, centro-dorsal setae of posterior dorsal shield; *Jv1*, *Zv2*, *Jv3*, preanal setae; *Jv1-Jv5*, posterior hysterosomal setae; *Lang.*, *linea angulata*; *l.m.t.*, *linea media transversa*; *l.o.a.*, *linea oblique anteriore*; *l.o.p.*, *linea oblique posteriore*; *ly1*, *ly2*, antiaxial and paraxial fissure of the chelicera; *m.s.*, metasternal shield; *p. dent.*, *pilus dentilis*; *p.d.*, paradactylus; *p*, pore; *pd1*, *pd2*, *pdl*, postero-dorsal and postero-dorso-lateral setae of the genual IV; *PI-PIV*, coxal opening of 1st, 2nd, 3rd, 4th pairs of leg; *PS*, peritremal shield; *pZ5*, dorsal pore of the Z5 seta; *r1-r6*, marginal setae of anterior dorsal shield (*r5-r6* being out of the shield); *R1-Rx*, *Rpd*, *RpA*, dorso-lateral setae of the opisthosomal integument; *S*, stigmata; *s1-s6*, lateral setae of anterior dorsal shield; *SI-S6*, lateral setae of

posterior dorsal shield; *sl*, tarsal slit organ; *st1*, *st2*, *st3*: anterior, median and posterior sternal setae; *st4*, metasternal seta; *st5*, epigynal seta; *z1-z6*, mediolateral setae of anterior dorsal shield; *Z1-Z5*, mediolateral setae of posterior dorsal shield; *Zv1*, *Zv3*, anterior opisthogastric setae.

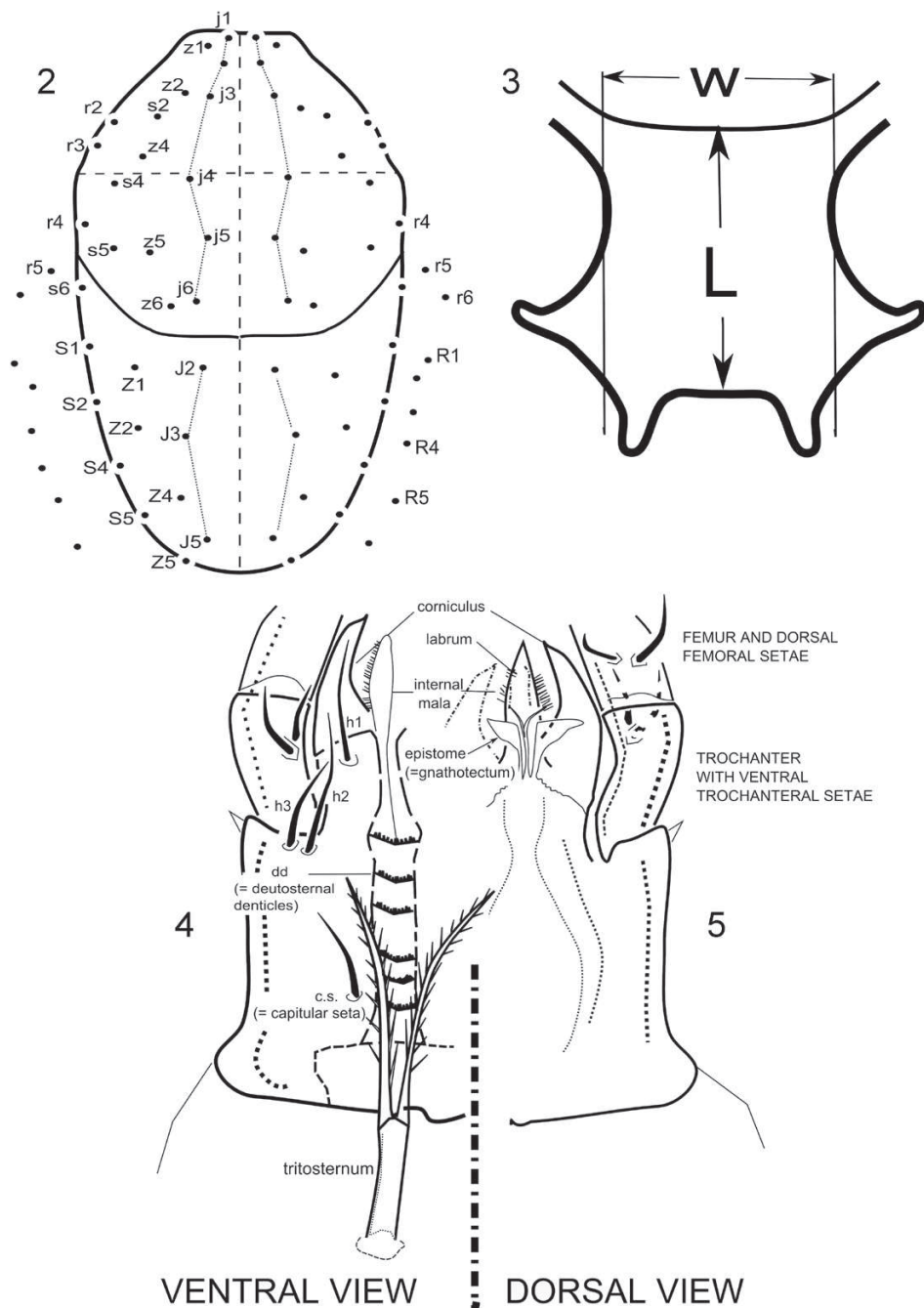


Fig. 2-5. – Macrochelidae, general nomenclature and anatomic organization. – 2, Dorsal setation. – 3, Measures of the sternal shield (length: L; width: W). – 4-5, Archetype of mouth parts (capitulum) morphology in macrochelids, ventral (4) and dorsal view (5). Note that chelicerae are not figured.

RESULTS

Phoretic mites were collected on dung beetles from all mountains under scrutiny, except from the Malinche. The total capture in the four mountains was of 1483 dung beetles; forty were found with mites attached (2.6 %) these specimens belonging to 5 species from a total of 26. The mites were found on dung beetles belonging to the genera *Onthotrupes* Jekel, 1865, *Onthophagus* Latreille, 1802, *Copris* Geoffroy, 1762, and *Geotrupes* Latreille, 1796. The carriers (dung beetles carrying at least one *Macrocheles* mite individual) were distributed on three of the four mountains (table II). Note that in samples over 3200 m, dung beetles were represented by two large size species, *Halffterius rufoclavatus* Jekel, 1866, and *Copris armatus* Harold, 1869, as well as *Onthophagus chevrolati* Harold, 1869, but macrochelids were only associated with *H. rufoclavatus* and *O. chevrolati* (table II).

Table II. – Distribution of the host collected (only the beetles with phoretic mites are noted).

Dung beetles	Site	Altitude	Coordinates	Date
<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	Xalapa	1400 m	14.32°N - 96.54°W	VI.2012
<i>Onthotrupes nebulorum</i> Howden, 1964	Pico de Orizaba, Cuiyachapa	2709 m	19°02.19'N - 97°10.16'W	VII.2012
<i>Copris armatus</i> Harold, 1869	Sierra Negra	2766 m	18°59'25.9"N - 97°24.26'W	VI.2012
<i>Halffterius rufoclavatus</i> Jekel, 1866 <i>Copris armatus</i> Harold, 1869	Cofre de Perote, Carabinas	3237 m	19°30'6.3"N - 97°07'20.2"W	VII.2012
<i>Onthophagus chevrolati chevrolati</i> Harold, 1869	Sierra Negra, Texmalaquilla	3406 m	18°57'43.9"N - 97°17'39.4"W	VI.2012

The phoretic macrochelids. – All the macrochelids belong to the genus *Macrocheles* and the largest species to the *dimidiatus* group. The identity of the *dimidiatus* species group is based on the American species described by BERLESE (1918) and gathered in this group redefined by KRANTZ (2007). In application to the rules of the International Code of Zoological Nomenclature about the names of aggregates of species, above cited species groups (as well as complexes of species) will be denoted by interpolating in parentheses the specific name between the genus name and the specific name (Article 6.2. Names of aggregates of species or subspecies, and Article 45. The species group. ICZN, 1999).

Preliminary note on the dimidiatus group of species. – BERLESE (1918) described *Macrocheles dimidiatus* as belonging to the Xth “*penicillati* phalanx” gathering Argentinian (nine species or subspecies) and North America (one species) taxa, plus Java (one species). EVANS & HYATT (1963) defined the *bregetovae* group by the presence of 29 pairs of dorsal setae; then, KRANTZ (2007) reconsidered the species closely allied to *M. dimidiatus* and proposed to delineate four “complexes of species” within the *dimidiatus* species-group (table III): *hirsutissima*, *quadriareolatus*, *bregetovae* and *dimidiatus* complexes, with the respective eponym type-species : *M. hirsutissima* (Berlese, 1910), redescribed by KRANTZ (1988), *M. quadriareolatus* Berlese, 1918, *M. bregetovae* Evans & Hyatt, 1963, *M. dimidiatus* Berlese, 1918. The *bregetovae* and *dimidiatus* complexes differ notably in having the anterior dorsal setae (*j1*) similar or not to (*j2*), expanded or not and by absence or presence of procurved dorsal line.

KRANTZ (2007) considers that the *dimidiatus* complex may be divided into three main “clusters”: *woodruffi* (setae *J2* pectinate), *matthewsi* (*j1* greatly expanded), and *edmondsi* clusters (table III).

Table III. – Characters of the species belonging to the complexes of the species-group *dimidiatus* (according to KRANTZ, 2007).

	<i>hirsutissima</i>	<i>quadriareolatus</i>	<i>bregetovae</i>	<i>dimidiatus</i> (3 clusters)		
				<i>woodruffi</i>	<i>matthewsi</i>	<i>edmondsi</i>
Extramarginal setae	14-24	Less than 14 extramarginal setae				
Procurved line of dorsal shield	Absent	Present or absent				
		None	present or not	present		
Dorsal setae	29 pairs	28 all pectinate	28-29 or 30			
Sternal shield		As long as broad. Quadriareolate pattern	If quadriareolate ornamentation, thus the sternal setae are smooth and the sternal shield is broader than long			
<i>cj3</i>		Weak or absent				
Genu IV		Seven setae				
Basitarsus IV		Shorter than podomere				
Setae <i>j1-j2</i>		similar	<i>j1</i> expanded, longer than <i>j2</i>			
Setae <i>J2</i>		<i>J2</i> pectinate	<i>J2</i> smooth			
Setae <i>j1</i>		Elliptical, expanded	Not elliptical			
<i>cj3</i>		Developed and closed	Weakly formed or <i>j5</i> = 2 × <i>z5</i>			
Dorsal shield		Rounded posteriorly	Narrowed posteriorly			

SPECIES BELONGING TO THE GROUP *DIMIDIATUS****Macrocheles (dimidiatus) imeldae* Arriaga & Bertrand, n. sp.** (fig. 6-15)

HOLOTYPE : ♀, Pico Orizaba, Cuiyachapa, Veracruz (19°02'14.0"N - 97°10'15.3"W), 2709 m, *A. Arriaga col.*, *Pinus* and *Alnus* forest, VII.2012, host: *Onthotrupes nebularum* Howden, 1964 (UNAM).

PARATYPES: 2 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Dorsal shield 850 µm long, maximal width 513 µm, attenuate and narrowed at the posterior end. Setae *j1* are broad and flat, densely pectinate. The major part of the dorsal 28 pairs of setae are pilose, rather long (> 80 µm) with exception *z1*, *z5*, *z6*, *j6*, that are smooth and shorter, *J2* are simple or weakly plumose, the pair (*J5*) (fig. 6) is plumose but reduced in length if compared with plumose dorsal or marginal setae (70 µm vs. about more than 100 µm). The dorsal shield is clearly divided by the procurved line. Between the pair *j3*, the cellular depression *cj3* is visible delimiting a curved ridge that connects the insertion base of the *j3* setae. On the opposite end, one pair of depression continued by a ridge visible around the subterminal pore *pZ5*. Surface of the dorsal shield with reticulate pattern, with large alveolae, larger and irregular in shape near the procurved line, less regular in the central dorsal zone between (*z6*) and (*j4*), and weak and stumped in the medially. The peritrematic shield long, reaching the level of lateral setae (*s6*). The dorsal pores are visible, those of the anterior idiosoma elongated and lyriform (*ly*, fig. 6). On each side of the dorsal shield, on the soft integument, ten shorter than the shield setae lined and drawing a large V, the first being the setae (*r5*) placed at a short distance of the peritrematic shield (fig. 6).

Ventral view. Fig. 7. Tritosternum (190-200 µm long) typical for the genus, with base about 0.33× the length of the branches, that are slightly ciliate. Sternal shield broader than long: minimal width between PII 180 µm, length along the sagittal line: ca. 115 µm. Sternal lines *l. ang.* and *l.o.a.* visible, as *l.m.t.* underlined by discrete punctures and *l.o.p.*; (*st1*) longer than *st2* and *st3*, distance between anterior pores,

quite identical to the minimal width measured at PII. Epigynal shield short (*ca.* 60 μm long), enlarged at the posterior extremity, distance between epigynal setae is *ca.* 80 μm . Metasternal shield close to the epigynal shield, with metasternal pore and (*st4*). At the level of the epigynal setae, a lateral pore present on each side on the soft cuticle. Ventrianal shield subtriangular in shape, longer than wide (190-220 μm in maximal length, 100-120 μm for the anterior limit), well separated from the epigynal shield, three pairs of preanal setae, pore post PIV well visible. Cribrum developed with pores (figs. 7-8). All the ventral setae bore by shields are simple, contrarily to the opisthosomal setae, external to the ventrianal shield, that are generally slightly plumose. Paranal and postanal setae simple.

Gnathosoma. Fig. 8-10. The structure of the gnathosoma is constant in the family and conform to the description already given (EVANS, 1992) (see fig. 4-5). Epistome (= gnathotectum) tripartite (fig. 9) with central part forked, simple and lateral expanded parts. Hypostome with three setae as in the group, conform to what currently observed in macrochelids (VAN DER HAMMEN, 1964, 1989) (fig. 4). Palp as for the family, terminal sensory setae with at least 5 long setae surrounding two shorter ones that are terminal. The hypognathal denticles (= deutosternal denticles) show six rows of small teeth-like projections (fig. 14). Chelicerae show fixed digit strong and armed with the large pyramidal tooth opposed to the shorter and clearly smoother tooth on the movable digit. Arthrodial brush with *ar1* shorter than the half movable digit. *Pilus dentilis* inserted close to the distal end of the fixed digit, internal lyrifissure *ly2* elongated.

Legs (fig. 11-12) as in the genus. The genual IV with 7 setae as most species of the *dimidiatus* group, *pd1* and *pd2* ciliate, *a1*, *a2*, *al*, *pd* slightly plumose. Basitarsus IV with the four setae ciliate, ventral being 1.5 \times longer than the dorsal. Ambulacrum: normal for the genus, paradactyli distally divided. Tarsi II with subterminal setae which are similar to *M. austroamericanus*.

Etymology. – This species named in honor of G. Imelda Martínez Morales, researcher in the Instituto de Ecología, in Xalapa, for her support during the formation and development of the thesis of the first author.

Remarks. – Among the species already described, *M. imeldae* n. sp. could be confused with *M. hechti* Machado-Allison, 1964, that was described from the Veracruz region. However, in the original description and in the more consequent description by MÉNDEZ-OLIVÓ (1968),

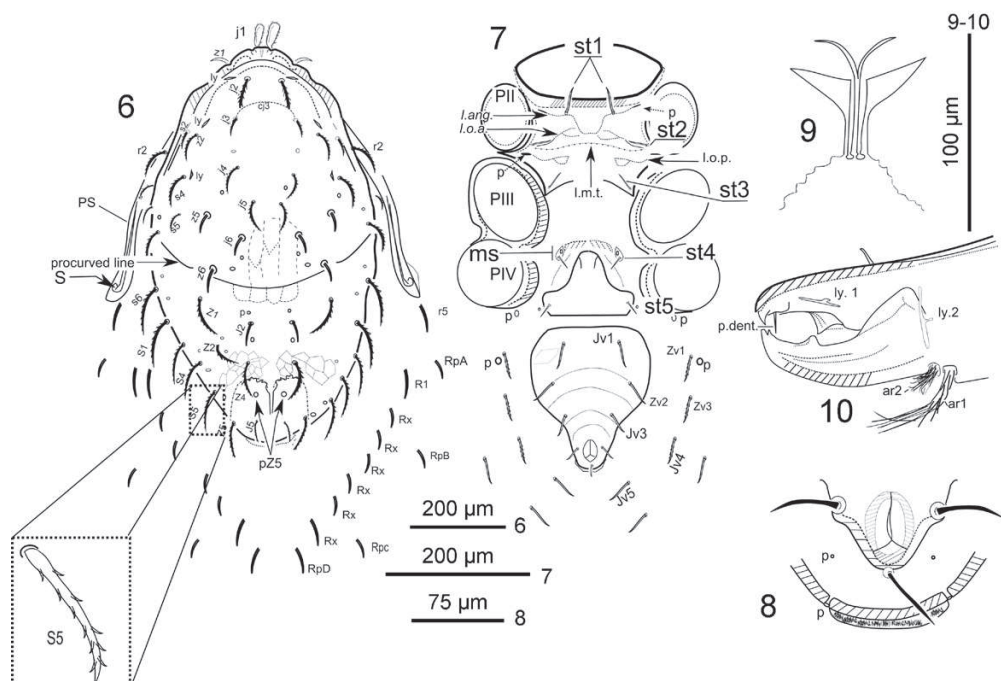


Fig. 6-10. – *Macrocheles imeldae* n. sp., ♀. – 6, Dorsum and detail of *S5* seta. – 7, Venter. – 8, Ventrianal shield, detail. – 9, Epistome (syn. gnathotectum). – 10, Left chelicera, lateral view. (Abbreviations: see text).

M. hechti differs from *M. imeldae* on the dorsal chaetotaxy (presence of *j2* plumose setae *j5*, *j6*, *J5*, vs. simple setae) and by the chelicerae [in *M. hechti*: “dedo fijo mucho más grueso que el móvil” (MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968)]. The sternal shield with long sternal setae *st1-st3* but also *st4* (metasternal setae). The presence of the seventh seta of the genual IV separates the new species from the species previously described. MÉNDEZ-OLIVÓ (1968) has remarked significant differences between populations of *M. hechti* collected either on the genera *Phanaeus* MacLeay, 1819, or on *Dichotomius* Hope, 1838. This may indicate that several species may be sympatric, hypothesis that could be verified by description of male specimens. About the characteristics of the *j1*, *j2*, and *z1*, analogous features were found in some species of the *dimidiatus* group, notably *Macrocheles bryanti* Evans & Hyatt, 1963, or *M. browningi* Evans & Hyatt, 1963, or

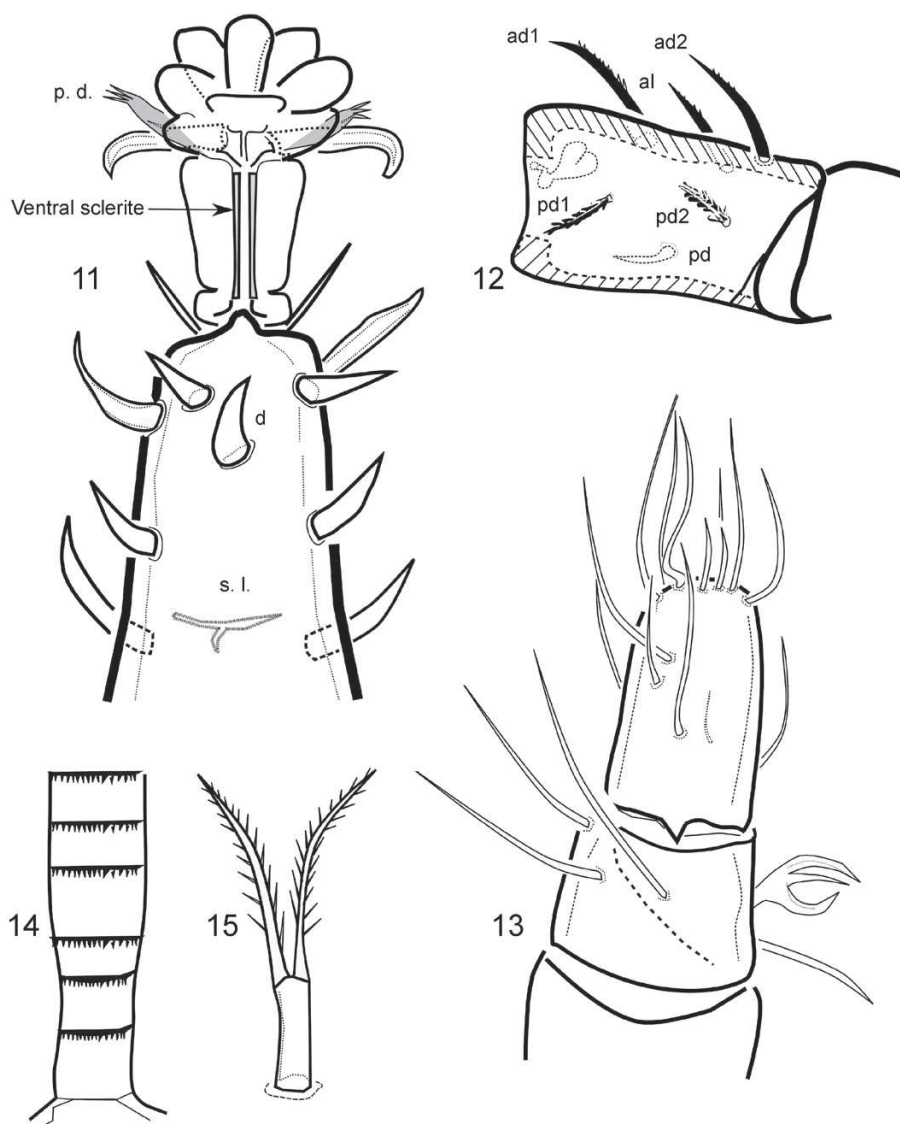


Fig. 11-15 – *Macrocheles imeldae* n. sp., ♀. – 11, Tarsus II and ambulacrum, dorsal view. – 12, Genu IV lateral view. – 13, Palpal distal part. – 14, Pharynx, ventral view. – 15, Tritosternum.

M. dimidiatus and *M. laciniatus* Krantz, 1988. As *M. dimidiatus*, the setae *j6*, *z6*, *z5*, *J2* are simple and short and *J5* is short too (KRANTZ, 2007). The new species differs by absence of marked lateral ridges on the posterior dorsal shield that figure a row of successive ridges. Ventrally, *l.o.a.* is very similar to that of *M. dimidiatus* or *M. austroamericanus* Evans & Hyatt, 1963, and *l.o.p.* is medially interrupted as in *M. hechti*. By the characters given here above, the new species must be placed in the *dimidiatus* complex *sensu* KRANTZ (2007).

This species could be confused with *M. dimidiatus* that was illustrated by EVANS & HYATT (1963: 347), MÉNDEZ-OLIVÓ (1968: fig. 33-36, lámina III) and KRANTZ (2007: 298). The new species differs by ornamentation of the sternal shield, shortness of setae *J5*, the simple median tooth of the mobile digit of the chelicerae, setae *Z2* smooth. *M. imeldae* n. sp. is characterized by the distance *j3-j4* longer than *j3*. The descriptions of *M. dimidiatus* by KRANTZ (2007) or EVANS & HYATT (1963) and the drawing by MÉNDEZ-OLIVÓ (1968) present some differences. The species identified by MÉNDEZ-OLIVÓ as *M. dimidiatus* exhibits long setae *j5*, longer than the distance *j5-j6*, contrarily of the species drawn by KRANTZ (2007) with short *j6*, *j5* being shorter than the distance *j5-j6*. *M. imeldae* has simple *z6*, and *z6* is slightly shorter than or as long as *j6*. This pair of setae is pilose in *M. dimidiatus*, and longer than *j6* in the descriptions by KRANTZ (2007) or EVANS & HYATT (1963).

***Macrocheles (dimidiatus) violetae* Arriaga & Bertrand, n. sp. (fig. 16-18)**

HOLOTYPE : ♀, Sierra Negra, Cd. Serdan, Puebla (18°59'25.9"N - 97°24.26'W), 2766 m, A. Arriaga col., *Pinus* and *Cupressus* forest, VI.2012, host: *Copris armatus* Harold, 1869 (UNAM).

PARATYPE: 1 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Fig. 16. Dorsal shield 900 µm long, maximal width 520 µm, the procurved line is visible and divides the dorsal shield in anterior and posterior part of equal length along the sagittal axis. Setae

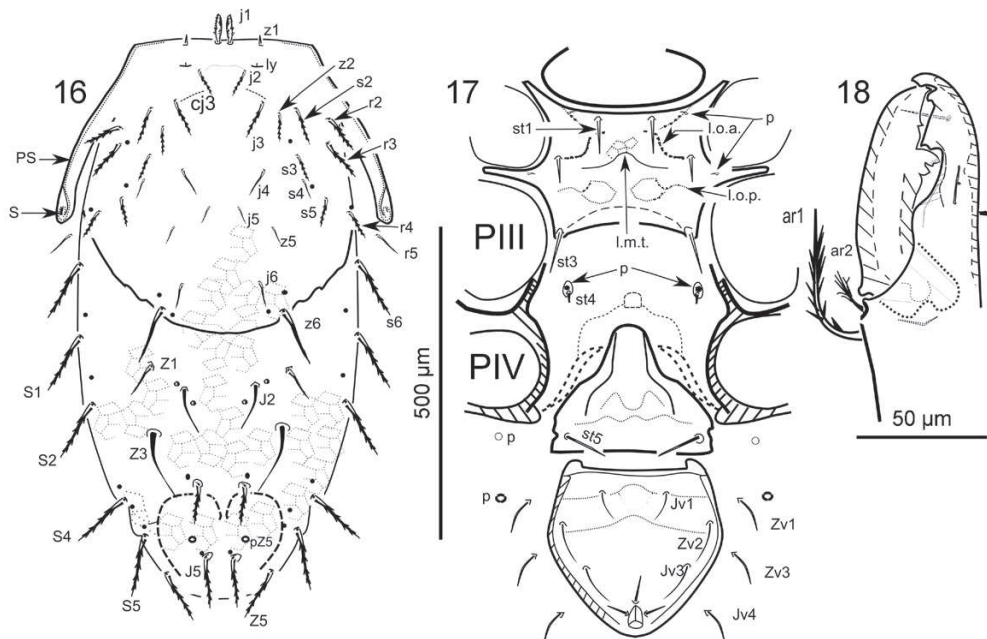


Fig. 16-18 – *Macrocheles violetae* n. sp., ♀. – 16, Dorsum. – 17, Venter. – 18, Left chelicera, lateral view.

j1 plumose, *ca* 70 µm long. Peripheral setae of the dorsal shield are rather long and plumose (> 100 µm) whereas the aspidosomal centro-dorsal setae smooth and shorter (30-60 µm) with exception of *z6* that are the longest, as long as the peripheral setae, *j5* being the shortest. The pairs *z1*, *j4*, *s4*, *j5*, *s5*, *z5*, *z6*, *J2*, *Z1*, *Z3*, are simple (fig. 16), setae *z1* short. Between (*j3*), the cellular depression *cj3* is visible delimiting the curved ridge between these setae. Anterior pores clearly elongated. The depression around the sub-terminal pore *pZ5* is very well marked surrounded by a ridge. Dorsal pattern with reticulate ornamentation, with large alveoli, sub-regular in shape. The peritrematic shields are rather short, not surpassing the anterior limit of the procurved line, at the level of setae *z4*. Setae *r5*, short and simple, are placed near the posterior end of the peritrematic shield.

Ventral view. Fig. 17. Sternal shield broader than long — 177 µm wide and 150 µm long — with setae *st1* and *st3* rather long and simple, *st2* shorter (44, 35, 30 µm in respect). Metasternal shield with setae *st4* (15 µm), and metasternal pore well visible. Epigynal shield sub-triangular in shape (160 µm long, 200 µm wide, *st5* 35 µm long). The ventrianal shield (longer than wide: 285 vs. 215 µm) is not immediately contiguous to the epigynal shield; ventrianal lateral edges convex. Ventrianal setae simple, 45 µm long, paranal setae 35-40 µm long. The ornamentation of the three ventral shields is characterized by the sinuous *l. m. t.*, sinuous cuticular pattern on the epigynal shield, and parallel the two anterior transverse ridges on the ventrianal shield (fig. 16). Tritosternum 190 µm in total length with ciliate branches 135 µm long.

Gnathosoma. Fig. 18. Chelicerae with long *pilus dentilis* (*ca.* 25-30 µm), mobile digit with a very small but sharp distal tooth and a large pyramidal median tooth but divided in two (fig. 17). Dorsal split organ located anterior to the dorsal cheliceral seta. Palpi with rather short terminal seta (40 µm vs. 60 µm in *Macrocheles imeldae* n. sp.).

Legs. Genua IV with 7 setae. Terminal setae on tarsi I relatively long (setae 110 µm long and tarsi 145 µm long).

Etymology. — This species named in honor of Violeta (Marcet) Halfpeter, an outstanding human being and extraordinary researcher, for all her support, inspiration and a model of life to the new generation of researchers.

Differential diagnosis. — This species is clearly distinct from the other Mexican species by the sternal ornamentation, the shape of genital and ventrianal shields and the dorsal setation with smooth *j4-j5*, *J6*, and *J2* simple shorter than *Z3*. Following the rules given by KRANTZ (2007), this species must be placed in the “cluster” *edmondsi* of the complex *dimidiatus* (table III).

***Macrocheles (dimidiatus) simplissimus* Arriaga & Bertrand, n. sp. (fig. 19-22)**

HOLOTYPE: ♀, Cofre de Perote near Carabinas, Municipio. Xico, Veracruz (18°59'25.9"N - 97°24.26'W), 3237 m, *A. Arriaga col.*, shrubland surrounded of *Pinus teocote*, VII.2012, host: *Halffterius rufoclavatus* (Jekel, 1866) (UNAM).

PARATYPES: 4 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Fig. 19. Dorsal length 800-850 µm, width 450 µm at the level of humeral angles. Dorsal shield ornamented with polygonal penta or hexagonal pattern in shape, walls of alveoli and punctures being more visible and stronger in the fields comprised between the rows “*s*” and “*j*” of the anterior dorsal shield. Anterior and medial part of the dorsal shield well visible, 29 pairs of dorsal setae, all simple except *J5* which is pectinate. Anterolateral pair of setae *z1* are smaller in length than setae *j1* which are simple and divergent. The procurved line slightly sinuate marks a rupture in the polygonal pattern, notably in central field of the shield. The cell-like depression *cj3* is visible; however the posterior clunal depression *pZ5* depression is attenuated, usual pores present. The sclerotization of the shield defines behind the setae *S4* irregular limits (fig. 19).

Ventral view. Fig. 20. The sternal shield is 190-200 µm long and 200-225 µm wide, with the lines *l.o.a.*, *l.m.t.* and *l.o.p.* visible, the two latter slightly sinuose and homothetic in shape. Posteriorly, the sternal shield ends are sharpened and in subterminal part slightly irregular. Setae *st1*, *st2* and *st3* similar in length (*ca.* 25 µm) are rather short if compared with the species described here above. The metasternal plates, with *st4* behind the third coxae, quite as the same level than the anterior edge of the epigynal

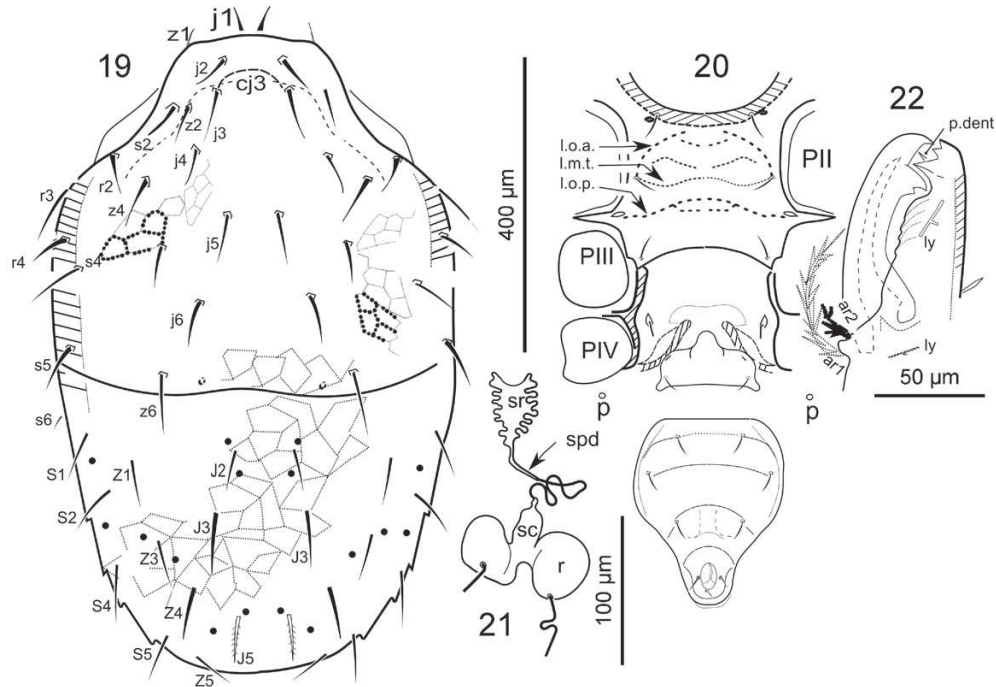


Fig. 19-22 – *Macrocheles simplissimus* n. sp., ♀. – 19, Dorsal shield. – 20, Venter. – 21, Sacculus foeminaeus (r, ramus; sc, saccus; spd, spermiduct; sr, receptaculum). – 22, Chelicera, lateral view.

shield. Epigynal shield with posterior edge prorogued laterally and posterior by irregular and smooth ends. Ventrianal and epigynal shields well separated. Ventrianal shield longer than broad (270 µm long, maximal width 190 µm). Ornamentation with four arched lines, the three anterior bears the three pairs of ventrianal setae. On the soft integument, the post-coxal pore (p, fig. 19) is well visible. Paranal and post anal setae smooth, cribrum straight.

Gnathosoma. Chelicerae (fig. 22) with the *pilus dentilis* inserted between the subterminal, strong triangular tooth and a tiny and acute tooth. Movable digit with a large biacuminate tooth. Arthrodial brush with *ar2* short (less than 12 µm) and *ar1* reaching the half of the movable digit (about 75 µm long). Palpi typical for the genus. Genua IV with six setae. Epistome as for *M. imeldae* n. sp. (fig. 8)

Sacculus foemineus. *Ramus* globular, followed by bottle-like *saccus*, *spermiductus* relatively short (less than 150 µm) ended by a well-developed and wrinkled seminal *receptaculum* of 40-55 µm long, 15 µm of maximal width (fig. 21).

Differential diagnosis. – *M. simplissimus* n. sp. is a medium large species characterized by simple dorsal setae with exception of the pennate *J5*. By the presence of a well-marked *cj3* and the number of dorsal setae, it could correspond to a member of the *dimidiatus* group, and ventrally the global arrangement pattern of the shields is very similar to that was described in the *dimidiatus* group. Further investigation should permit to give a more robust diagnostic.

Macrocheles (dimidiatus) filipponii Evans & Hyatt, 1963 (fig. 23-24)

This species was previously described as a “large species with areas of granulation and faint sparse reticulations around the margins”, with 29 pairs of dorsal setae strongly bipectinate, *j6* and *J5* being the shortest of the dorsal setae (EVANS & HYATT, 1963). Original description was carried on Guatemalan or Costa Rican specimens, collected on *Dichotomius carolinus* (Linnaeus, 1767) and *Eurysternus claudicans* Kirsch, 1871. Specimens of this species have

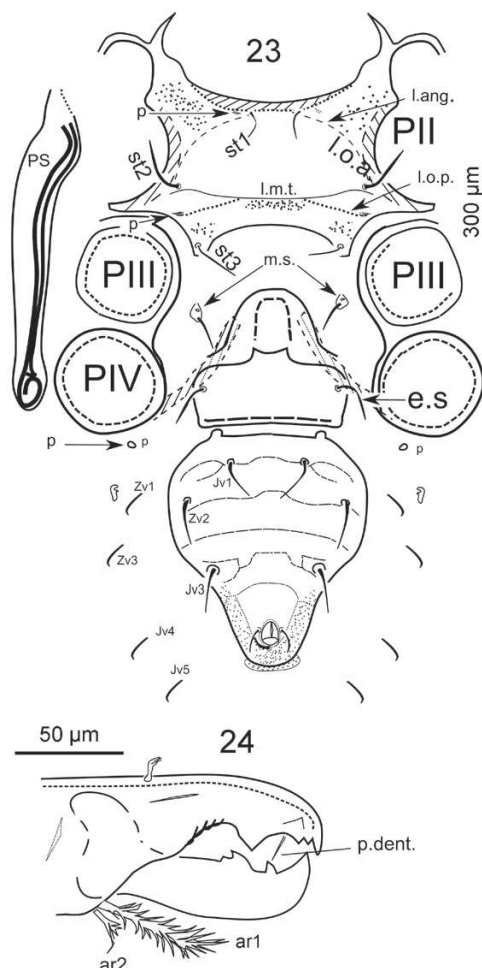


Fig. 23-24. – *Macrocheles filipponii* Evans & Hyatt, ♀. – 23, Venter. – 24, Distal end of chelicera.

been collected by J.-P. Lumaret and G. Halfiter in 2006 from the Cofre de Perrote region, on Coprid beetles (*Copris armatus*).

The specimens here examined are similar to the original description by EVANS & HYATT (1963). This species was collected in the Guatemalan site near Cobán (elevation: more than 1300 m).

In complement to the original description, our specimens are larger than the type (dorsal shield: 1160 µm long, 691 µm wide vs. 1060 × 670 µm). The sternal shield is clearly wider than long (143 µm following the sagittal line, and 213 µm in the minimal distance between coxae II). The *l.m.t.* is concave forward (vs. convex forward in *M. dimidiatus*) and the *st3* setae are inserted at the end of the posterior angles of the sternal shield. Distance between *st3* is about 150 µm; distance between *st1* is about 50 µm. The anterior edge of the ventrianal shield is not linear but presents two and symmetrical expansions.

Chelicerae are very similar to that of *M. dimidiatus* (KRANTZ, 2007).

Macrocheles (dimidiatus) austroamericanus
Evans & Hyatt, 1963

M. austroamericanus is a species with large distribution, described from Mexico and South America (Paraguay, Argentina, Brazil, etc.). It is present in Bolivia (KRANTZ, 2007). It is very similar to *M. cordiger* (Berlese, 1918) and *M. spinosus* Berlese, 1918, by the dorsal chaetotaxy and the sculpture of the sternal

shield. The latter is identifiable by the ventrianal shield six times longer than wide. In Mexico it was already reported from Phaneides beetles *P. scintillans* Bates, 1887, and *P. telamon* (Erichson, 1847). It was collected (by the first author) here from *Onthotrupes nebulorum*. Complements to the description were given by KRANTZ (2007), with the description of a male specimen.

SPECIES NOT BELONGING TO THE *DIMIDIATUS* GROUP

***Macrocheles simplisetosus* Arriaga & Bertrand, n. sp. (fig. 25-29)**

HOLOTYPE : ♀, Xalapa (19°31'32"N - 96°55'23"W), 1400 m, *A. Arriaga col.*, Urban vegetation, VI.2012, host: *Onthophagus incensus* Say, 1835 (UNAM).

PARATYPES: 2 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Fig. 25. Large species with dorsal shield 1200-1300 µm long, 850-925 µm wide at level of humeral angles. Dorsal shield divided by regular procurved line, ornamented by polygons slightly

punctuate in the center of alveoli, well visible on the lateral part of the shield, whereas polygons in the central region become elongated according the symmetric axis. Posterad to *S4* the sclerification defining an irregular edge of the posterior end of the shield. All dorsal setae are simple except *j1* (50-60 μm long) that are plumose distally. Setae *j5* asymmetrically disposed. The cell-like depression *cj3* is attenuate and not clearly distinguishable. Central setae slightly shorter than peripheral setae on the anterior shield, but setae *J2* to *J5* and *Z2* to *Z4* are longer than the setae of the peripheral row *S*. Large dorsal pores visible. Posterior clunal depression *pZ5* faded.

Ventral view. Fig. 26. Tritosternum 265 μm long, branches 250 μm . Sternal shield (260 μm long, 210 μm wide) well divided in anterior part and posterior one, which is ornamented with quasi-circular depressions, by the line *l.m.t.* with its concavity directed forward. *l.ang.* directed forward and medially continued backward, the anterior angles being quasi aligned with *st1* that are close to the proximal sternal pores. Metasternal sclerites (55 μm long) are rather strong with the pore anteriorly and *st4*. Epigynal shield wider than long (210 \times 260 μm) but sclerotization attenuated forward, finishing backward well behind the coxae IV. Ventrianal shield large (475 μm long, 420 μm wide but only 260 μm for the anterior edge) indented latero-anteriorly, ornamented by large polygonal pattern, punctuations visible all along the lateral margin from the anal region to *ZV2*. On the soft integument, the first posterior to coxa IV pore and the second one between *Zv1* and *Zv3* clearly visible as the chitinized ventral platelet between *Zv1* and the second pore.

Legs. Fig. 28. Typical for the genua IV with 7 setae.

Gnathosoma. Typical for the genus. Chelicerae strong with fixed digit ended by a proximal tooth nipple like with the *pilus dentilis* and a strong pyramidal tooth directed backward (fig. 27). Movable digit with from distal to proximal part two small teeth, the first being the larger, a stronger tooth, acute, and a smaller proximal one. Arthrodial brush with very short seta *ar2* and brief seta *ar1* (65 μm), half length of the fixed digit that is about 110 μm long. Very small proximal lyriform organ *ly*. Palp (fig. 29): tarsi with a sinuate subterminal sensitive seta and a long terminal seta (95 μm) which correspond to chemioreceptors.

Etymology. – Reference to the character of the non-plumose setae.

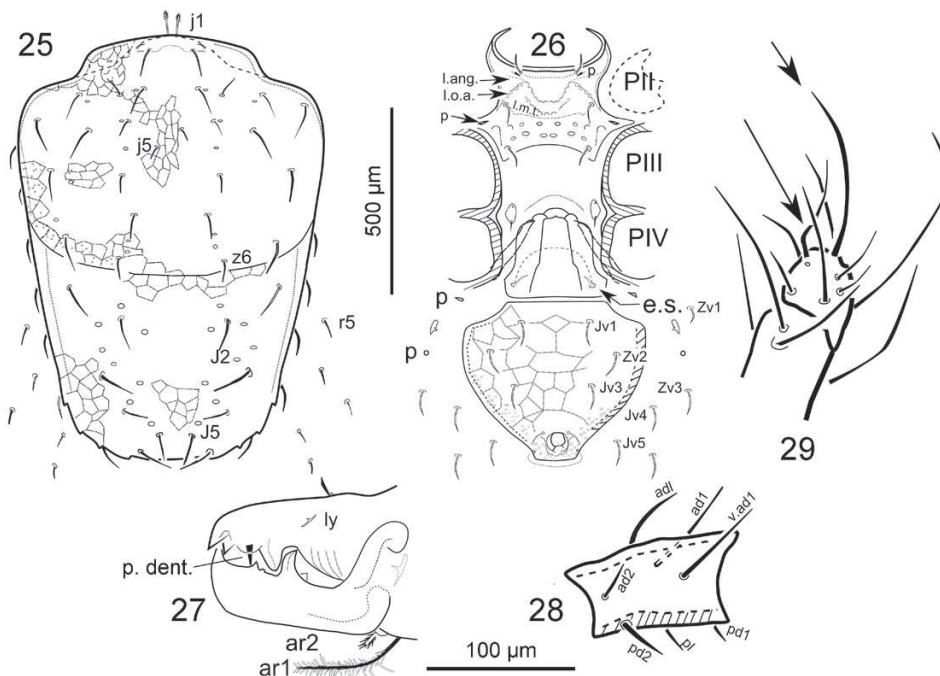


Fig. 25-29. – *Macrocheles simplisetosus* n. sp., ♀. – 25, Dorsum. – 26, Venter. – 27, Chelicera, lateral view. – 28, Genu IV, lateral view. – 29, Right palp, distal end, ventral view.

Differential diagnosis. – This species cannot be confused with the other species described from Mexico by the typical shape of the ventrianal shield, the pattern of the sternal shield, and the seven setae of the genu IV.

***Macrocheles neomexicanus* Arriaga & Bertrand, n. sp. (fig. 30-33)**

HOLOTYPE: ♀, Xalapa (19°31'32"N - 96°55'23"W), 1400 m, *A. Arriaga col.*, urban vegetation, VI.2012, host: *Onthophagus incensus* Say, 1835 (UNAM).

PARATYPE: 1 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Fig. 30. Dorsal length 650-700 µm, width 370-425 µm at level of humeral angles. Dorsal shield with large reticular pattern, disappearing in the central zone in the anterior part of the shield notably between *j6* and *j4*. Twenty eight pairs of dorsal setae on the shield, with *j4*, *s1*, *s3*, *r2*, *S1*, *Z4* plumose distally, *r2* long (more than 125 µm), plumose setae longer than simple setae in the anterior part of the shield, in the posterior half, setae *J2* and *Z4* short, but longer than peripheral setae *S2* to *S5* and than *Z5*. Setae *j1* simple. Setae *z1* short, and the anterior lyrifissure is visible. Dorsal shield with indistinct procurved line.

Ventral view. Fig. 31. Tritosternum rather short (125 µm long). Sternal shield 175 µm long, 123 µm wide, poorly ornamented with solely *l.o.a.* and *l.ang.*, central part densely punctate. Central part finely punctate, very similar to *M. mexicanus*. Metasternal shields rather large with the setae *st4* and a pore at the level of the *PIII*. Epigynal and sternal shields well separate from each other, the distance between these shields about 180 µm, the epigynal shield very close to the ventrianal. On each side the epigynal seta inserted near the corner. Ventrianal shield elongate (220 µm long, and 185-190 µm in maximal width, 100-110 µm for the anterior end), with the usual setae, the anterior pair being the shortest. Near the post coxal seta *Zv1*, on soft integument, the post coxal pore visible.

Gnathosoma. Fig. 33. Chelicerae similar to that of *M. mexicanus* with a short cheliceral brush shorter than the half of the mobile digit. Epistome classic for the genus, with bifid and finely ciliate central branch.

Sacculus foemineus. Fig. 32. Typical with a short spermiductus opening in a tiny vesicle.

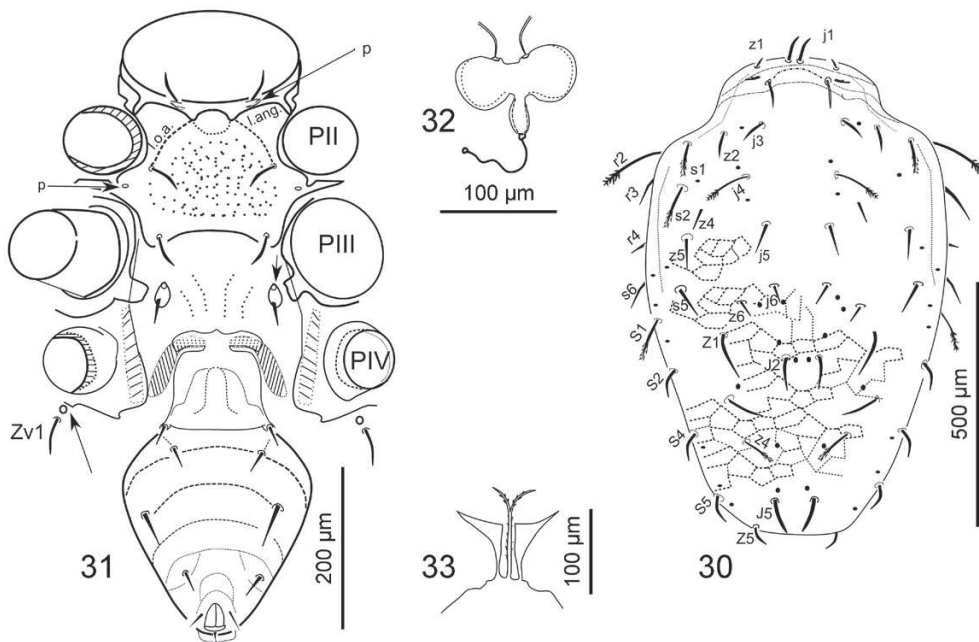


Fig. 30-33. – *Macrocheles neomexicanus* n. sp., ♀. – 30, Dorsal shield. – 31, Venter. – 32, Sacculus foemineus. – 33, Epistome.

Etymology. – In reference to the morphologically close species *M. mexicanus*.

Differential diagnosis. – The characters to differentiate this species from *Macrocheles mexicanus* Evans & Hyatt, 1963, are essentially in dorsal view: the character “pilose” or “simple” of setae (*S5*, *Z4* are pilose in *M. mexicanus*); the relative length of setae (*J5* is long in *M. neomexicanus*, short and simple in *M. mexicanus*); the ornamentation of the ventrianal shield (symmetrical and regular in *M. neomexicanus*); *l.o.a.* (visible in *M. neomexicanus* on the sternal shield vs. obsolescent in *M. mexicanus*).

***Macrocheles perciliatus* Arriaga & Bertrand, n. sp. (fig. 34-36)**

HOLOTYPE: ♀, Sierra Negra, Cd. Serdan, Puebla (18°59'25.9"N - 97°24'26"W), 2766 m, *A. Arriaga col.*, *Pinus* and *Cupressus* forest, VI.2012, host: *Copris armatus* Harold, 1869 (UNAM).

PARATYPE: 1 ♀, *idem* holotype (UNAM).

Description of the female.

Idiosoma. Fig. 34. Large species about 1000 µm long vs. 600-700 µm wide of the dorsal shield. Dorsal shield elongated, remarkable distance between setae *j2* that are shorter, and *j3*, that are longer, distance *j2-j3* longer than distance *j3-j3*. Frontal edge of the dorsal shield ended by setae *j1*, pilose distally. Anterior pore between *z1* and *j2* well visible and elongated. Dorsal shield ornamented with large polygonal pattern vanished centrally. Procurved line visible. Anterior setae *r2*, *r3*, *s4*, *s5* distally pilose. Dorsal rows *j2* to *j6* short and simple, *j5* and *j6* being the shortest. Posterad to the procurved line, *J2* are simple and short, *Z1-Z5*, *S2-S5* pilose.

Ventral view. Fig. 35. Sternal shield is 235 µm long medially, and 170 µm wide between the coxae II. The interval between setae *st2* is short, less than 140 µm, and *l.m.t.* is also shortened. Median line *l.o.p.* interrupted medially; median pores visible, the distance between them quite identical to the distance of *st3*. Epigynal and sternal shield shortly separated by soft integument, large metasternal plates very near the sternal shield. Epigynal shield wider than long (180 µm long and 245 µm wide). Ventrianal shield wider than long (490-500 µm wide, 370 µm long, length of the anterior edge only 220 µm).

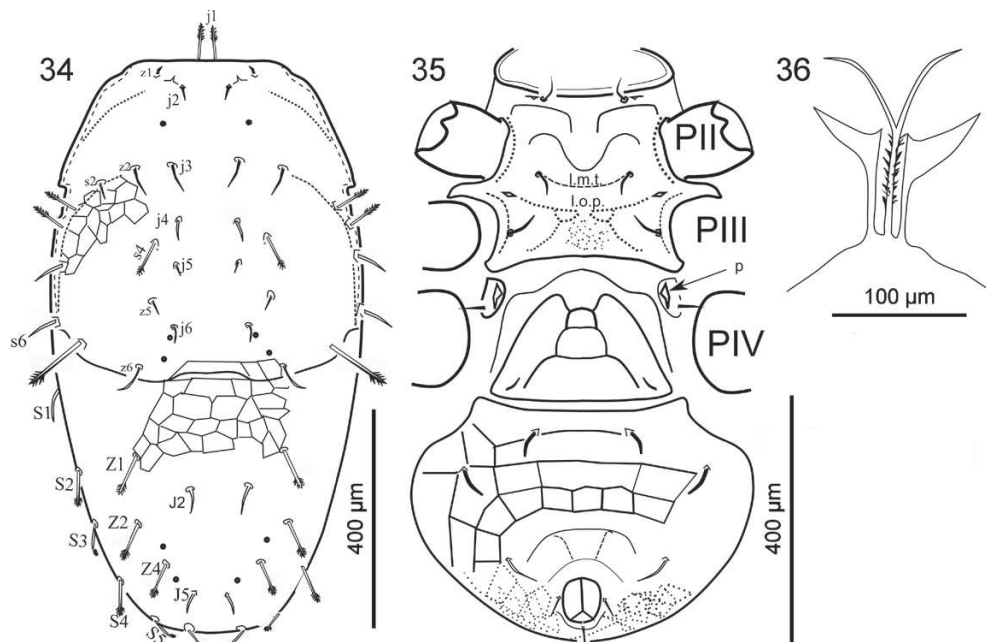


Fig. 34-36. – *Macrocheles perciliatus* n. sp., ♀. – 34, Dorsal shield. – 35, Venter. – 36, Epistome.

Gnathosoma. Chelicerae as for the genus, strong (65 µm thick) with strong mobile digit (95 µm long) and long arthrodial brush (*ar1*: 73 µm long). Epistome (fig. 36) with medial branch ciliate beneath the division into two glabrous branches. Tarsi I long (177 µm long) with long lateral setae (65-70 µm) and terminal seta (80 µm long) contrarily to the rather short terminal seta on palp tarsi (41 µm), if compared with *M. simplisetosus* n. sp. (92 µm long).

Etymology. – In reference to the character “ciliate” of the dorsal setae.

Differential diagnosis. – This species is characterized by the shape of the dorsal setae, plumose in *z-Z*, and *s-S* and simple in *j-J* series. Ventrally the shape of the ventrianal shield is characteristic as the sculpture of the sternal shield.

***Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli, 1772)**

Material examined. – Xalapa (19°31'32"N - 96°55'23"W), 1400 m, *A. Arriaga col.*, urban vegetation, VI.2012, hosted by *Onthophagus incensus* Say, 1835.

This species is a cosmopolitan species and specialized on flies, *Musca domestica* Linnaeus, 1758. We also often collected it on the other cosmopolitan common host *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus, 1758), the stable fly, from many part of world. It was already collected from Mexico (MÉNDEZ-OLIVÓ, 1968).

DISCUSSION

Among the species collected on large beetles, the *dimidiatus* group is well represented. This group of species needs special attention: 1) because in the current knowledge of the American fauna, the species group is an American endemic and having followed the dung beetles during the long period of the colonization of Central and South America by mammals (KRANTZ, 2007); and 2) because above 2000 m, notwithstanding the absence, due to the altitude of the supposed preferential host, the genus *Phanaeus*, it constitutes a large part of the species and of the individuals. These large mites were found associated with large beetles, on the genus *Copris* or Geotrupinae (*Halffterius* Zunino, 1984) sharing the analogous digger behavior with the phanaeine species, and neglecting apparently the smaller potential hosts, and the “non-digger species”. Their “concentration” on these hosts, trapped during the favorable season for beetles, corresponds to the single annual peak of activity of the Mexican beetles above 3000 m of altitude, whereas several peaks have been demonstrated at lower altitude (*i. e.* *Halffterius rufoclavatus*) (TROTTA-MOREU *et al.*, 2007). Undoubtedly, the coprophilous macrochelids exploit the seasonal peak of these most attractive carriers (TROTTA-MOREU *et al.*, 2007), and profit of the attractive and available hosts (GLIDA *et al.*, 2003).

We noted too the presence of “cosmopolitan” species. This conjunction could be consecutive to two main causes.

– Since a long time, the cosmopolitan species are specialized on unique or few cosmopolitan hosts: *i. e.* *Macrocheles muscaedomesticae* Scopoli, 1772, and followed the host’s distribution. Note that *Musca domestica* is thought having expended its territory since Pleistocene and undoubtedly originated from Asia (LEGNER & MCCOY, 1966; MARQUEZ *et al.*, 2003).

– The cosmopolitan fimicolous or coprophilous species have been widely spread by the pastoral activities throughout the historic times: macrochelids may have followed the increasing of the anthropization.

In Americas, the later condition can be called “trivial post-Colombian colonization”: it could ease to explain the presence of some worldwide distributed species. Opportunistic or specialized species were previously described from European countries (without any presumption

of their origin!); *Macrocheles insignitus* Berlese, 1918, was historically reported from Maryland on ceratopogonids (GROGAN, 1977); *Macrocheles merdarius* (Berlese, 1889), a common European species, and *Macrocheles penicilliger* (Berlese, 1904) which could be associated to the cosmopolitan host *Trox scaber* (Linnaeus, 1767) (BROWN, 1966), were reported from Mexico (QUINTERO *et al.*, 2001), as of course *M. muscaedomesticae*, following its preferential host in the conquest of all the continents.

ACKNOWLEDGEMENTS. – Complement of bibliography for Mexican fauna were kindly transmitted by Ricardo Paredes-Leon (UNAM, Mexico). The A. Arriaga-Jimenez's field work was helped by the Grant Germaine Cousin (Société entomologique de France).

REFERENCES

- ARRIAGA A., HALFFTER G. & MORENO C., 2012. – Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **83**: 519-529.
- BERLESE A., 1918. – Centuria quarta de acari novi. *Redia*, **13**: 115-192.
- BROWN J. G., 1966. – Notes and records of New Zealand Scarabeidae (Coleoptera). *New Zealand Entomologist*, **3** (5): 42-50.
- EDMONSON W. D., 1994. – Revision of *Phanaeus* MacLay, a New World genus of Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, **443**: 1-107.
- EVANS G. O., 1992. – *Principles of Acarology*. Wallingford: CAB International, 1-565.
- EVANS G. O. & HYATT K. H., 1963. – Mites of the genus *Macrocheles* Latr. (Mesostigmata) associated with coprid beetles in the collections of the British Museum (Natural History). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Zoology*, **9**: 327-401.
- GLIDA H., BERTRAND M. & PEYRUSSE V., 2003. – A limiting factor in the abundance of predatory phoretic mites (Acari: Macrochelidae): the seasonal abundance of their phorionts (dung beetles) in southern France. *Canadian Journal of Zoology*, **81** (12): 2066-2072.
- GROGAN W. L., 1977. – *Macrocheles insignitus* Berlese (Acarina: Macrochelidae) phoretic on *Nilobezzia schwarzi* (Coquillett) (Diptera Ceratopogonidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **79**: 24.
- HALLIDAY R. B. 1986. – On the systems of notation used for the dorsal setae in the family Macrochelidae (Acarina). *International Journal of Acarology*, **12** (1): 27-35.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), 1999. – *International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition adopted by the International Union of Biological Sciences*. London: The International Trust for Zoological Nomenclature, xxix + 306 p.
- KRANTZ G. W., 1967. – A review of the genus *Holocaelaeno* Berlese, 1910 (Acarina: Macrochelidae). *Acarologia*, **9** (suppl.): 1-146.
- 1988. – On the identity of six Berlese species of *Macrocheles* (Acari: Macrochelidae): descriptions, redescrptions, and new synonymies. *Revue Canadienne de Zoologie*, **66** (4): 968-980.
- 2007. – The *dimidiatus* species group of the genus *Macrocheles* Latreille, 1829 (Acari: Macrochelidae): introduction, origins, infragroup relationships, and redescription of *Macrocheles dimidiatus* Berlese. *International Journal of Acarology*, **33** (4): 297-306.
- LEGNER E. F. & MCCOY C. W., 1966. – The Housefly, *Musca domestica* Linnaeus, as an Exotic Species in the Western Hemisphere Incites Biological Control Studies. *Canadian Entomologist*, **98** (3): 243-248.
- LINDQUIST E. E., KRANTZ G. W. & WALTER D. E., 2009. – Order Mesostigmata (p. 124-222). In: Krantz G. W. & Walter D. E. (eds), *A manual of Acarology, third edition*. Texas Tech University Press, 816 p.
- MACHADO-ALLISON C. E., 1964. – Tres nuevos acaros Mesostigmata entomofilos de Mexico Diplogyniidae y Macrochelidae. *Ciencia, México*, **23**: 152-158.
- MARQUEZ J. G., BANGS M. J. & KRAFSUR E. S., 2003. – Mitochondrial diversity of *Musca domestica* housefly populations in the Asian and western Pacific biogeographical regions. *Medical and Veterinary Entomology*, **17** (4): 429-435.

- MÉNDEZ-OLIVÓ C., 1968. – Notas sobre *Macrocheles* de México (Acari: Macrochelidae). *Annales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México*, **15**: 135-183.
- QUINTERO M. M. T., VARGAS M., HERNÁNDEZ B. S., GARCÍA P. & OTERO N. J., 2001. – Ectoparasitic mites on *Heteromys gaumeri* in the south of Yucatan, México (p. 583-585). *In*: Halliday R. B., Walter D. E., Proctor H. C., Norton R. A. & Colloff M. J. (eds), *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. Melbourne: CSIRO Publishing, 657 p.
- TROTTA-MOREU N., MONTES DE OCA E. & MARTÍNEZ I. M., 2007. – Ecological and Reproductive Characteristics of *Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus* Jekel 1865 (Coleoptera: Geotrupidae: Geotrupinae) on the Cofre De Perote Volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, **61** (3): 435-446.
- VAN DER HAMMEN L., 1964. – The morphology of *Glyptholaspis confusa* (Foà, 1900) (Acarida, Gamasida). *Zoologische Verhandelingen*, **71**: 1-6.
- 1989. – *An introduction to comparative Arachnology*. The Hague: SPB Academic Publishing, 576 p.
- WALTER D. E., 2005. – Glossary of Acarine Terms. A work in progress © David Evans Walter 2005 http://itp.lucidcentral.org/id/mites/invasive_mite/Invasive_Mite_Identification/key/0_glossary/mite_glossary.htm
-

Annexe 3

A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its affinities and distribution.

En révision - *Zootaxa*

Arriaga-Jiménez, Moctezuma, Rossini, Zunino & Halffter

A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its affinities and distribution.

Arriaga- Jiménez, A.^{1,2}, V. Moctezuma², M. Rossini³, M. Zunino³ & G. Halfpter⁴✉

¹CEFE UMR 5175, CNRS — Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire de Zoogéographie, route de Mende, 34199 Montpellier cedex 5

^{2,4} Red de Ecoetología; Instituto de Ecología A.C. – Carretera antigua a Coatepec 351 – 91070 XALAPA (VER) – México.

³ Dipartimento DiSTeVA, Università di Urbino, Campus Scientifico “Enrico Mattei” – via Ca’ Le Suore, 2-61029 URBINO (PU) - Italia

Summary

A new species of *Onthophagus* from the *chevrolati* species group is described. Within the group, the new species belongs to the *undulans* complex, which include mountain species characteristic of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Sierra Madre del Sur mountain range (Mexico). The geographic and ecological distribution of the new species is given, along with its relationship to other species within the *undulans* complex, presenting a hypothesis about the evolution of its geographical distribution. *O. bolivari* n. sp. has been found on two nearby mountains of the Mexican High Plateau which are close to the Trans-Mexican Volcanic Belt. However, despite intensive sampling efforts in the nearby mountains of eastern Trans-Mexican Volcanic Belt, it has not yet been collected.

Key words: Scarabaeinae, *Onthophagus*, Mexico.

Onthophagus bolivari n.sp. Moctezuma, Rossini and Zunino

Description

Facies: Major male (fig. 1) – Length 8.3 mm. Maximum width 4.6 mm at the middle of the prothorax. Color black, silky and dull; at low magnification the elytra appear slightly silkier than the pronotum and the head. Clypeus concave, pentagonal with transverse growth. Lateral margin of the head sinuate at the clypeogenal sutures. Genae subparallel. Genal sutures indicated. Clypeal carina absent. Frontal carina weakly trapezoidal, distinct, evanescent on the sides. Clypeus punctuation thick, rough, shiny, oval, transverse and confluent; on the frons equally thick and rough, but denser. Prothoracic ridge evanescent, with a very short medial section evident; basal margin marked by a row of contiguous points. Pronotal prominence triangular, apex quite

obtuse, intermediate tubercles absent, posterior tubercles strong, situated a little behind the middle of the pronotum. Disc sculpture formed by medium-sized shiny main points, defined; with some sparse secondary points, small, defined; punctures becomes denser toward the apex of the pronotal prominence. Microsculpture evident, reticular. Elytral striae, fine, shiny, with medium-sized points, spaced out; intervals flat, with very small points, sparse and slightly gritty, pygidium points poorly defined, small, not very dense, shiny; microsculpture evident. Anterior tibiae long and curved, with the inner margin dilated at the apical tip. Apical spur curved ventrally.

Variation. – Minor male (fig. 2) – Differs from the major male for its smaller size, the clypeus more distinctly trapezoidal, reduced frontal carina, pronotal prominence unapparent, and the sexual characters of the anterior tibiae less evident.

Female (fig. 3) – Differs from the minor male by, in addition to secondary sexual characters, rounded clypeus, trapezoidal clypeal carina indicated and weak frontal carina, regularly curved at the sides. Genitalia as in Figures 4 and 5.

Material examined.

-*Holotype*: major ♂ labeled “México, El Pinal, Puebla, a 0.3 km de Rincón, 2/VII/13, necrotrampa 7n2, x-97°53'59.8" W, y- 19°8'55.3", veg. arbustiva, 2704 m, Moctezuma J.V.P. Col.” 198 paratypes ♂♂♀♀: Synthesis of paratype material collection sites. – MEXICO: State of Puebla: Cerro El Pinal (Rincón Citlaltépetl) at 0.3 km from Rincón Citlaltépetl, 2704-2710 m a.s.l.; Cerro El Pinal (Santa Isabel Tepetzala) at 2.5 km from Rincón de Citlaltépetl, 2543 m a.s.l. MEXICO: State of Tlaxcala: La Malinche Volcano (12.5 km from the Municipality of Chiautempan), 2700-2900 m a.s.l.; La Malinche Volcano (La Malinche Holiday Resort, 26 km from Huamantla), 3300-3500 m a.s.l.; La Malinche Volcano (6.5 km from Ignacio de Zaragoza, Municipality of Hueyutlipan), 2850-2950 m a.s.l.; La Malinche Volcano (La Malinche Research Station, 8.5 km from Ixtenco), 3100-3200 m a.s.l. The labels of the paratypes give the exact coordinates where each specimen was collected; trap type, vegetation type, collection date and collector.

Holotype and 19 paratypes: G. Halffter collection, Xalapa, Ver., Mexico. Other paratypes (387 specimens): Collections of A. Arriaga (Instituto de Ecología, A.C.), Víctor Moctezuma (Puebla, Pue., Mexico); M.A. Morón, (Xalapa, Ver., Mexico); M. Rossini (Urbino, Italy) M. Zunino (Urbino, Italy); Zoology Museum, UNAM (Mexico, DF); Instituto de Ecología, A. C. (Xalapa, Mexico); Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul- Valéry (Montpellier); Canadian National Collection (Ottawa).

Derivatio nominis: We dedicate this new species to the memory of Cándido Bolívar y Pieltain (1897-1976), one of the great founders of modern entomology in Mexico.

Type locality: Cerro El Pinal (Rincón Citlaltépetl), state of Puebla, Mexico.

Differential diagnosis.

The new species is similar to *O. aztecus* Zunino & Halffter, 1988 but differs by the genal sutures which are inconspicuous in the new species, and by the silkiness of the elytra. A correction to the key that allows its identification is presented below.

Key to species

Onthophagus bolivari fits into the key to species and subspecies of *Onthophagus* of the *chevrolati* group (Zunino & Halffter, 1988: 42), corrected as follows:

- 27 genal sutures evident. Black, dull *O. aztecus*
- **genal sutures inconspicuous. Black, elytra visibly more silky than head and pronotum ...** *O. bolivari*

Affinities.

In the frame of the *chevrolati* group, *O. bolivari* is part of a species complex identified by Zunino and Halffter, 1988, that also includes *O. reyesi* Zunino & Halffter, *O. pseudoundulans* Zunino & Halffter, *O. aztecus* Zunino & Halffter, and *O. tarascus* Zunino & Halffter. While a preliminary cladistics analysis (Gutiérrez, 2013) did not include the new species, it corroborates the hypothesis about the monophyletic nature of the complex, which shares important synapomorphies with *O. bolivari*. These are particularly evident at the level of male genital characters (apex of the parameres robust, nearly forming a right angle with the longitudinal axis of the parameres themselves, strong development of the median carina of the copulatory lamella, the right branch of which is relatively robust, with rectilinear development but not very long), and the development of sclerotized structure supporting the ventral wall of the vagina. The same characters indicate that in the frame of the *undulans* complex, *O. bolivari* is most closely related to *O. aztecus*.

In a synthesis of the Scarabaeoidea of the state of Puebla, Mexico (Morón *et al.* 2013), it has been published a reference for La Malinche Volcano of an *Onthophagus* species related to *O. aztecus*, without describing the taxon (García de Jesús *et al.*, 2013). Without a doubt, the authors are referring to *O. bolivari*.

Comments on the species' distribution and ecology.

O. bolivari inhabits the most eastern edge of the distribution area of the *undulans* complex to which it belongs (Map 1). However, in spite of intense collection efforts, to date *O. bolivari* has not been found on either of the two mountains at the eastern end of

the Trans-Mexican Volcanic Belt: Pico de Orizaba and Cofre de Perote. To our knowledge there is no overlap with any other species of the complex: the distribution area of *O. bolivari* is separated from those of the other species in the complex by at least 90 linear km, and covers a strip of land at an elevation of approximately 2500 to 3200 m a.s.l., that has a vegetation types mosaic formed of pine and fir forests with bunch grasslands.

It should be mentioned that there is a disjunction in its range, corresponding to a stretch about 10 km wide, totally covered by crops that separate La Malinche Volcano from the Pinal. The species exhibits a certain degree of ecological tolerance, as it has been found in natural pastures and bunch grass fields surrounded by seasonal agricultural crop fields, as well as in scrub, *Agave* and *Opuntia* cactus fields, even in pine-oak-fir, alder and cypress forests, and scrub-bunch grass fields. *O. bolivari* has been captured in traps with different types of bait, such as excrement and carrion, which is further evidence of its ecological tolerance.

The above information supports Zunino and Halffter's (1988) hypothesis about the evolution of the complex, which would be related to climate fluctuation resulting from Quaternary glaciations (Owen et al., 2003; Lachniet, 2004), and favored alternating dispersion and fragmentation, often accompanied by vicariant speciation events, particularly evident in the Trans-Mexican Volcanic System (for a general interpretation of the biogeographical history of the mountain entomofauna of Mexico, see Halffter, 2003). In this interpretive framework, we can suppose that with a colder climate than it is at present, the common ancestor of *O. bolivari* and *O. aztecus* reached the foothills of La Malinche Volcano. A subsequent anathermal period may have fragmented that paleodistribution, triggering the cladogenetic event. The intervention of more recent little ice ages, such as those occurred about 12,000 and 8,000 years ago, could be responsible for secondary dispersion (El Pinal) through the east of *O. bolivari*, while the fragmentation of their current range would be a very recent secondary occurrence, possibly related to human activities. The above suggests that the phylogenetic analysis of the species complex should be further developed, also using molecular methods.

Acknowledgments

The intensive collections that led to the discovery of *O. bolivari* were carried out as part of the doctoral studies of Alfonsina Arriaga- Jiménez (*Université Paul- Valéry, Montpellier III*), and the M.Sc. studies of Victor Moctezuma (*Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Mexico*). The authors are grateful to CONACYT (Mexico) for the graduate scholarships awarded to AAJ and VM. AAJ thanks the *Université Paul-Valéry Montpellier III* for the doctoral mobility scholarship (ED60) and the *Société Française d'Entomologie* for the Germaine Cousin scholarship for funding a part of the field work. Both AAJ and VM thank the *Instituto de Ecología, A.C.* for further funding of field work. Ana Lilia Gutiérrez Velázquez (Veracruz) provided important information. AAJ and VM both received generous aid for field work from Fernando Escobar (*Instituto de Ecología, A.C.*), Miguel A. Morón (*Instituto de Ecología, A.C.*) provides some material.

References

- García de Jesús, S., Morón, M.A. & Aragón, A. (2013) Capítulo 7. Región del Matlalcuéyatl (La Malinche). *In*: Morón, M.A., Aragón A. & Carrillo Ruiz, H. (Eds), *Fauna de Escarabajos del Estado de Puebla*. Miguel Ángel Morón Publ., Coatepec, Veracruz, México. Pp. 145-166.
- Gutiérrez Velázquez, A.L. (2013) El concepto de Zona de Transición y la hipótesis de Halfpter sobre la Zona de Transición Mexicana. Confrontación con nuevos análisis biogeográficos. Doctoral Thesis. INECOL, Xalapa (Ver.), México.
- Halfpter, G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. *In*: Morrone, J. J. & Llorente Bousquets, J. (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, DF. pp. 87 – 108.
- Lachniet, M.S. (2004) Late Quaternary glaciations of Costa Rica and Guatemala, Central America. *In* Ehlers, J. & Gibbard, P. L. (Eds.), *Quaternary Glaciations, Extent and Chronology, III*. Elsevier. Pp. 135 – 138.
- Morón, M.A., Aragón-García, A. & Carrillo Ruiz, H. (2013) *Fauna de Escarabajos del Estado de Puebla*. Miguel Ángel Morón Publ., Coatepec, Veracruz, México, 465 pp.
- Owen, L.A., Finkel, R.C., Minnick, R.A. & Perez, A.E. (2003) Extreme southwestern margin of late Quaternary glaciation in North America: Timing and controls. *Geology*, Aug. 2003: 729 – 732.
- Zunino, M. & Halfpter, G. (1988) Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Monografía IX, Museo Regionale di Scienze Naturali – Torino.

Figure legends

Figure 1. Facies of the major male.

Figure 2. Facies of the minor male.

Figure 3. Facies of the female.

Figure 4. *O. bolivari* male genitalia: a) aedeagus, lateral view; b) accessory lamellae, c) main copulatory lamella, d) secondary copulatory lamella.

Figure 5. *O. bolivari* female genitalia.

Map 1. A) Distribution of the species belonging to the *undulans* complex, modified from Zunino & Halfpter 1988. b) Detail of the sites where *O. bolivari* was collected.

Figure 1.



Figure 2.



Figure 3.



Figure 4.

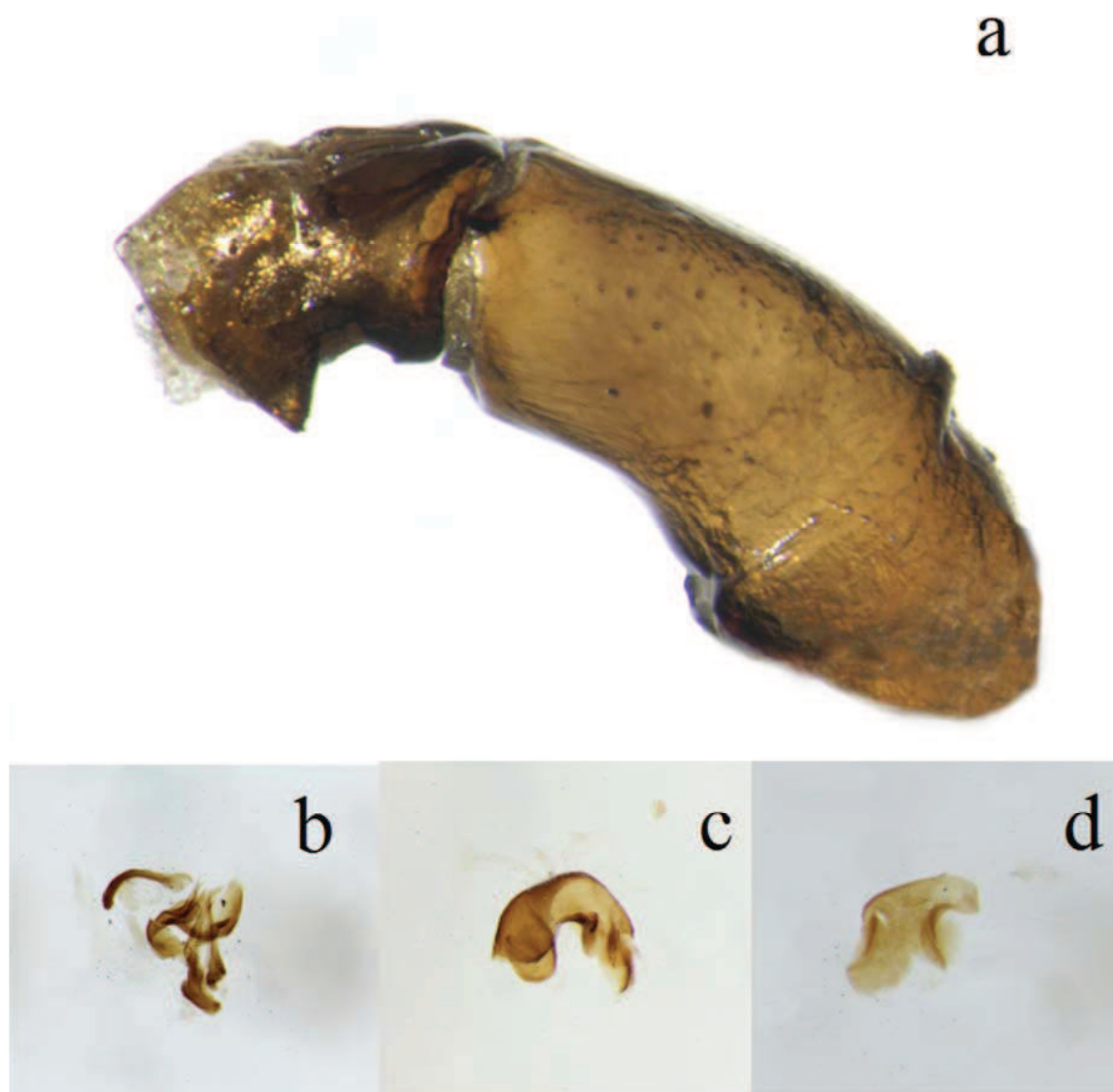
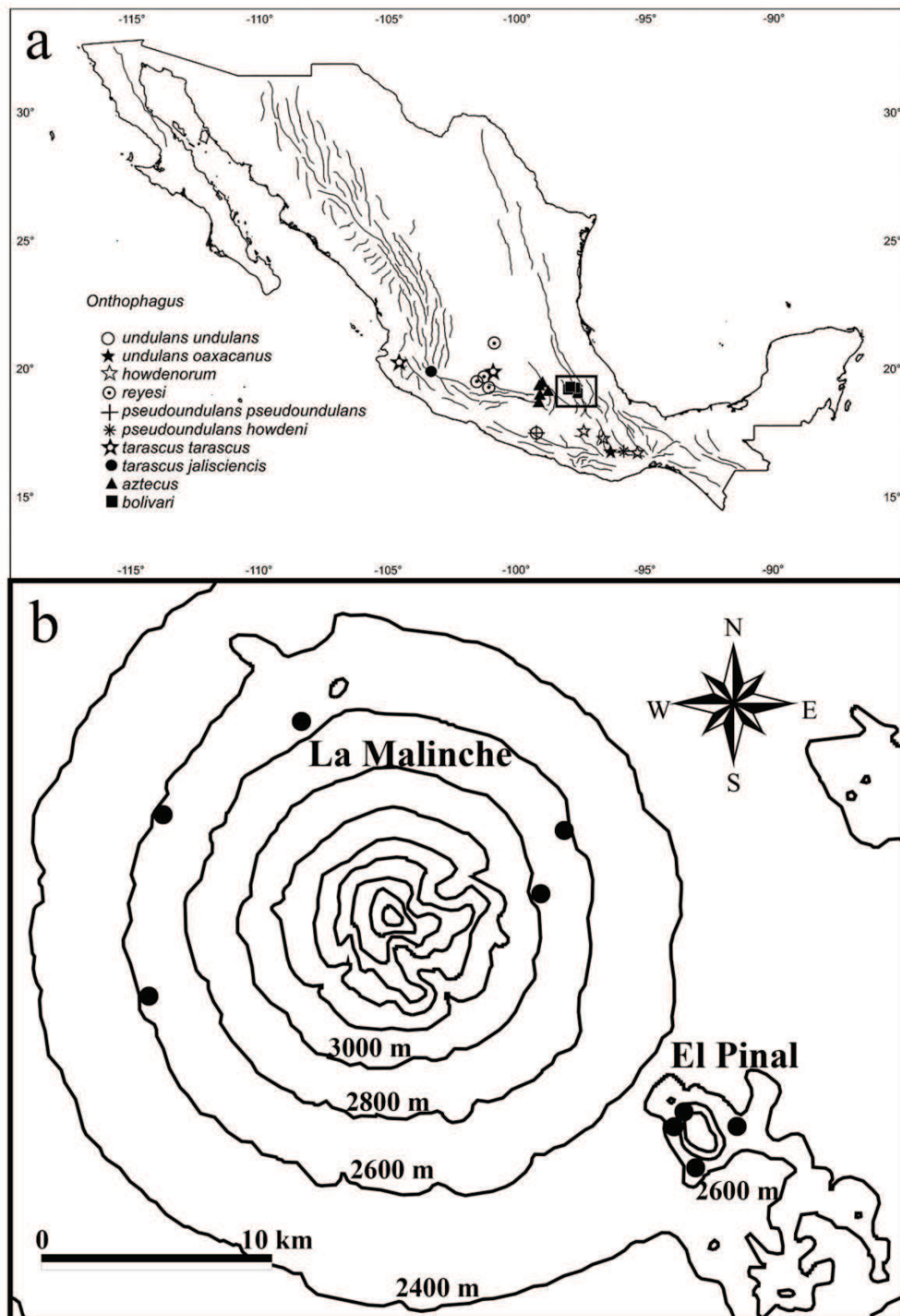


Figure 5.



Map 1.



**Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with
description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae:
Aphodiinae).**

Insecta Mundi, 0383: 1–9 (2014)

Dellacasa M., Dellacasa G., Gordon R.D.

INSECTA MUNDI

A Journal of World Insect Systematics

0383

Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945
with description of two new Mexican species
(Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)

Marco Dellacasa
Museo di Storia Naturale, Università di Pisa
Via Roma, 79
I-56011 Calci (Pisa), Italy

Giovanni Dellacasa
Via Talamone 31/19
I-16127 Genova, Italy

Robert D. Gordon
Northern Plains Entomology
P.O. Box 65
Willow City, ND 58384 USA

Date of Issue: September 19, 2014

Marco Dellacasa, Giovanni Dellacasa, and Robert D. Gordon
Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of
two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)
Insecta Mundi 0383: 1–9

ZooBank Registered: urn:lsid:zoobank.org:pub:565F578A-96DF-4A98-807E-D3AB8DC19A19

Published in 2014 by

Center for Systematic Entomology, Inc.
P. O. Box 141874
Gainesville, FL 32614-1874 USA
<http://centerforsystematicentomology.org/>

Insecta Mundi is a journal primarily devoted to insect systematics, but articles can be published on any non-marine arthropod. Topics considered for publication include systematics, taxonomy, nomenclature, checklists, faunal works, and natural history. **Insecta Mundi** will not consider works in the applied sciences (i.e. medical entomology, pest control research, etc.), and no longer publishes book reviews or editorials. **Insecta Mundi** publishes original research or discoveries in an inexpensive and timely manner, distributing them free via open access on the internet on the date of publication.

Insecta Mundi is referenced or abstracted by several sources including the Zoological Record, CAB Abstracts, etc. **Insecta Mundi** is published irregularly throughout the year, with completed manuscripts assigned an individual number. Manuscripts must be peer reviewed prior to submission, after which they are reviewed by the editorial board to ensure quality. One author of each submitted manuscript must be a current member of the Center for Systematic Entomology.

Chief Editor: Paul E. Skelley, e-mail: insectamundi@gmail.com

Head Layout Editor: Eugenio H. Nearn

Editorial Board: J. H. Frank, M. J. Paulsen, Michael C. Thomas

Review Editors: Listed on the **Insecta Mundi** webpage

Manuscript Preparation Guidelines and Submission Requirements available on the **Insecta Mundi** webpage at: <http://centerforsystematicentomology.org/insectamundi/>

Printed copies (ISSN 0749-6737) annually deposited in libraries:

CSIRO, Canberra, ACT, Australia
Museu de Zoologia, São Paulo, Brazil
Agriculture and Agrifood Canada, Ottawa, ON, Canada
The Natural History Museum, London, UK
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw, Poland
National Taiwan University, Taipei, Taiwan
California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA
Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Gainesville, FL, USA
Field Museum of Natural History, Chicago, IL, USA
National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA
Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

Electronic copies (Online ISSN 1942-1354, CDROM ISSN 1942-1362) in PDF format:

Printed CD or DVD mailed to all members at end of year. Archived digitally by Portico.
Florida Virtual Campus: <http://purl.fcla.edu/fcla/insectamundi>
University of Nebraska-Lincoln, Digital Commons: <http://digitalcommons.unl.edu/insectamundi/>
Goethe-Universität, Frankfurt am Main: <http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn:nbn:de:hebis:30:3-135240>

Copyright held by the author(s). This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons, Attribution Non-Commercial License, which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author(s) and source are credited. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>

Layout Editor for this article: Eugenio H. Nearn

Systematic revision of the genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945 with description of two new Mexican species (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)

Marco Dellacasa

Museo di Storia Naturale, Università di Pisa

Via Roma, 79

I-56011 Calci (Pisa), Italy

marco.dellacasa@unipi.it

Giovanni Dellacasa

Via Talamone 31/19

I-16127 Genova, Italy

dellacasag@alice.it

Robert D. Gordon

Northern Plains Entomology

P.O. Box 65

Willow City, ND 58384 USA

rdgordon@utma.com

Abstract. Besides the two species at present known belonging to the genus *Trichonotuloides* Balthasar (*T. glyptus* (Bates) and *T. latecrenatus* (Bates)), two new Mexican species, *T. alfonsinae* and *T. hansferyi*, are herein described (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). The complete set of figures is supplied for all taxa herein dealt with.

Key words. Systematics, *Trichonotuloides*, new species, *Trichonotuloides alfonsinae*, *Trichonotuloides hansferyi*, Mexico, Aphodiinae.

Introduction

This work is part of a series of papers in preparation for a systematic revision of Mexican Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeidae).

Materials and Methods

Terminology used to describe morphological features follows that of Dellacasa et al. (2001). Materials studied are in the following collections:

AARX	Arriaga Collection, Xalapa, Veracruz, Mexico
CNCI	Canadian National Collection, Ottawa, Canada
DCGI	Dellacasa Collection, Genoa, Italy
FSCA	Florida State Collection of Arthropods, Gainesville, Florida, U.S.A.
IEXA	Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, Mexico
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France
NHML	Natural History Museum, London
NMPC	National Museum, Department of Entomology, Prague, Czech Republic [Balthasar Collection]
USNM	United States National Museum, Washington, D.C., U.S.A.

Genus *Trichonotuloides* Balthasar, 1945

Aphodius (*Trichonotuloides*) Balthasar, 1945: 43.

Trichonotuloides; Dellacasa et al. 2001: 292 (new status); Skelley et al. 2007: 7.

Type species. *Aphodius fossulatipennis* Balthasar, 1945 (junior synonym of *Aphodius latecrenatus* Bates, 1887) (monotypy).

Diagnosis. Small size species (length 4.0–6.0 mm), oblong-oval, moderately convex, subshiny or almost dull; more or less diffusely pubescent. Blackish, piceous or dark brownish. Head with epistome feebly gibbous at centre, regularly coarsely punctured; clypeus slightly sinuate at middle, round at sides, rather thinly bordered, edge very shortly bristled; genae obtusely round, ciliate, more or less strongly protruding from the eyes; frontal suture not tuberculate. Pronotum transverse, regularly convex or narrowly explanate on sides, simply or dually, rather regularly, very densely and coarsely punctured; larger punctures cariose and sometimes slightly umbilicate; lateral margins feebly arcuate or nearly straight, sometimes subsinuate before hind angles; latter obtusely round or truncate and inwardly sinuate; base slightly bisinuate, distinctly bordered. Scutellum small, elongately triangular with curved sides, coarsely punctured mainly on basal half. Elytra oval-elongate, with shoulder denticulate or not, deeply crenato-striate; interstices convex or flat, coarsely punctured, punctures, at least the lateral, setigerous. Fore tibiae distally tridentate and proximally feebly crenulate at outer margin; upper side smooth or vaguely punctured. Middle and hind tibiae with strong transverse carinae on outer face; apically fimbriate with short and equal spinules. Pygidium with short and recumbent pubescence; mixed few straight and rather elongate setae; apical margin sparsely but very elongately ciliate. Sexual dimorphism shown in males mainly by metasternal plate deeply spoon-shaped, punctured and distally pubescent. Aedeagus with tegmen slender and very elongate; parameres short or moderately elongate, curved and more or less acuminate apically. Epipharynx transverse, slightly sinuate at anterior margin, round at sides; epitorma conical; corypha with elongate apical celtes distinctly protruding from the fore margin; chaetopariae stout and elongate; pedia densely pubescent with several lateral spines subserially intermixed.

Distribution. Mesoamerican region (Mexico and Guatemala).

Discussion. The primary systematic characters of the genus are:

- scutellum small, triangular;
- front tibiae with dorsal surface lacking or vaguely punctured;
- hind tibiae apically fimbriate with short equal spinules;
- clypeal margin more or less deeply sinuate at middle, round or angulate at sides; frontal suture not tuberculate;
- basal margin of pronotum distinctly bordered;
- elytra deeply crenato-striate with interstices coarsely punctured and more or less diffusely pubescent.

Key to species of *Trichonotuloides*

1. Elytra strongly denticulate at shoulder; striae almost as broad as interstices; latter coarsely, densely, evenly punctured; pronotum dually punctured with hind angles truncate. Dark brownish. Length 4.0–4.5 mm. Guatemala, Mexico (Chiapas) ***T. latecrenatus* (Bates)**
- Elytra not denticulate at shoulder, at most with distinct epipleural carina; striae not so broad; pronotum irregularly punctured with hind angles obtusely round **2**
- 2(1). Clypeus widely round at sides of median sinuosity; genae round, feebly protruding from the eyes; elytral interstices densely, coarsely evenly punctured; fore tibiae spur almost straight and acuminate in both sexes. Blackish. Length 4.5–6.0 mm. Mexico (Veracruz) ***T. hansferyi* new species**

- Clypeus subangulate at sides of median sinuosity; genae obtusely round, strongly protruding from the eyes; elytral interstices with coarse punctation confusedly vermiculose; fore tibiae spur, in males, hooked or strongly inwardly curved apically 3
- 3(2). Epistome subshiny, coarsely, distinctly almost evenly punctured; clypeus relatively more feebly sinuate at middle; spur of fore tibiae, in males, spatulate and apically hooked. Blackish or piceous black, margins of head and pronotum shadowy reddish. Species relatively larger: length 4.5–5.0 mm. Mexico (Colima, Durango, Hidalgo, México, Oaxaca, Puebla, Veracruz) *T. glyptus* (Bates)
- Epistome dull, confusedly subrugosely punctured; clypeus relatively more deeply sinuate at middle, fore tibiae spur, in males, stout, subcylindrical, acuminate and strongly curved inwardly apically. Blackish. Species relatively smaller: length 3.5–4.0 mm. Mexico (Veracruz) *T. alfonsinae* new species

***Trichonotuloides alfonsinae* new species**

(Figures 1–5)

Type locality. Pico de Orizaba, Veracruz, Mexico.**Type repository.** Dellacasa Collection. Genoa, Italy.

Description. Length 3.5–4.0 mm; oval-elongate, moderately convex, subopaque; head and pronotum glabrous, elytra laterally and subapically shortly pubescent. Blackish. Head with epistome dull, feebly gibbous on disc, subrugosely confusedly punctured, punctation more superficial on disc; clypeus distinctly sinuate at middle, subangulate at sides, thinly bordered, edge glabrous, faintly upturned; genae obtusely round, shortly sparsely ciliate, distinctly protruding from the eyes; frontal suture not tuberculate, feebly raised medially and laterally; front coarsely, not densely punctured. Pronotum transverse, moderately convex, somewhat irregularly coarsely punctured, punctures distinctly umbilicate, denser and almost confluent on sides, more superficial on disc, herein with impunctate longitudinal narrow areola; lateral margins almost parallel, thickly bordered, edge glabrous; hind angles obtusely round; base feebly bisinuate, distinctly entirely bordered. Scutellum superficially alutaceous, sparsely coarsely punctured on basal half. Elytra moderately convex, oval, somewhat widened posteriorly, not denticulate at shoulder, laterally and on preapical declivity with short recumbent setae; epipleural carina very distinct, striae shiny, moderately deep, coarsely not closely punctured, feebly crenulate; interstices flat, rather dull, with coarse, confluent, vermiculous punctation. Hind tibiae upper spur somewhat shorter than first tarsal segment; latter as long as following three segments combined. Male: fore tibiae spur stout, subcylindrical, acuminate and distinctly inwardly curved apically; head and pronotum relatively less convex, wider and less coarsely punctured; aedeagus Fig. 4–5. Female: fore tibiae spur almost straight; head and pronotum more convex, somewhat narrowed anteriorly, more coarsely punctured.

Type material. **MEXICO: Puebla:** Sierra Negra, 19°00'34.9"N-97°20'36.6"W, m 3334, 15.VI.2012, leg. Arriaga A. J., pitfall trap baited with human faeces (2 paratypes, AARX, DCGI); **Veracruz:** Pico de Orizaba, 19°04'18.5"N-97°18'59.3"W, m 3406, 15.VI.2012, leg. Arriaga A. J., pitfall trap baited with human faeces (male, **holotype**, DCGI); *idem*, 19°04'21.1"N-97°18'50.6"W, m 3473, 15.VI.2012, leg. Arriaga A. J., sheep dung (allotype and paratype, AARX, DCGI); *idem*, 19°04'21.2"N-97°18'59.9"W, m 3415, 13.VI.2012, leg. Arriaga A. J., horse dung (2 paratypes, AARX, FSCA); *idem*, 19°03'14.3"N-97°04'23.9"W, m 2788, 22.VII.2012, leg. Arriaga A. J., sheep dung (1 paratype, DCGI).

Distribution. Mexico (Puebla, Veracruz).

Etymology. Named in honor of Alfonsina Arriaga Jiménez, PhD student at Paul-Valéry University (Montpellier, France), collector of all specimens of the type series.

Biology. The specimens of the type series were collected in June–July in horse and sheep dung, or by pitfall traps baited with human faeces.

***Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887)**

(Figures 6–10)

Aphodius glyptus Bates, 1887: 86; Blackwelder 1944: 212.

Aphodius (*Amidorus*) *glyptus*; Schmidt 1913:149; Dellacasa 1988: 135.

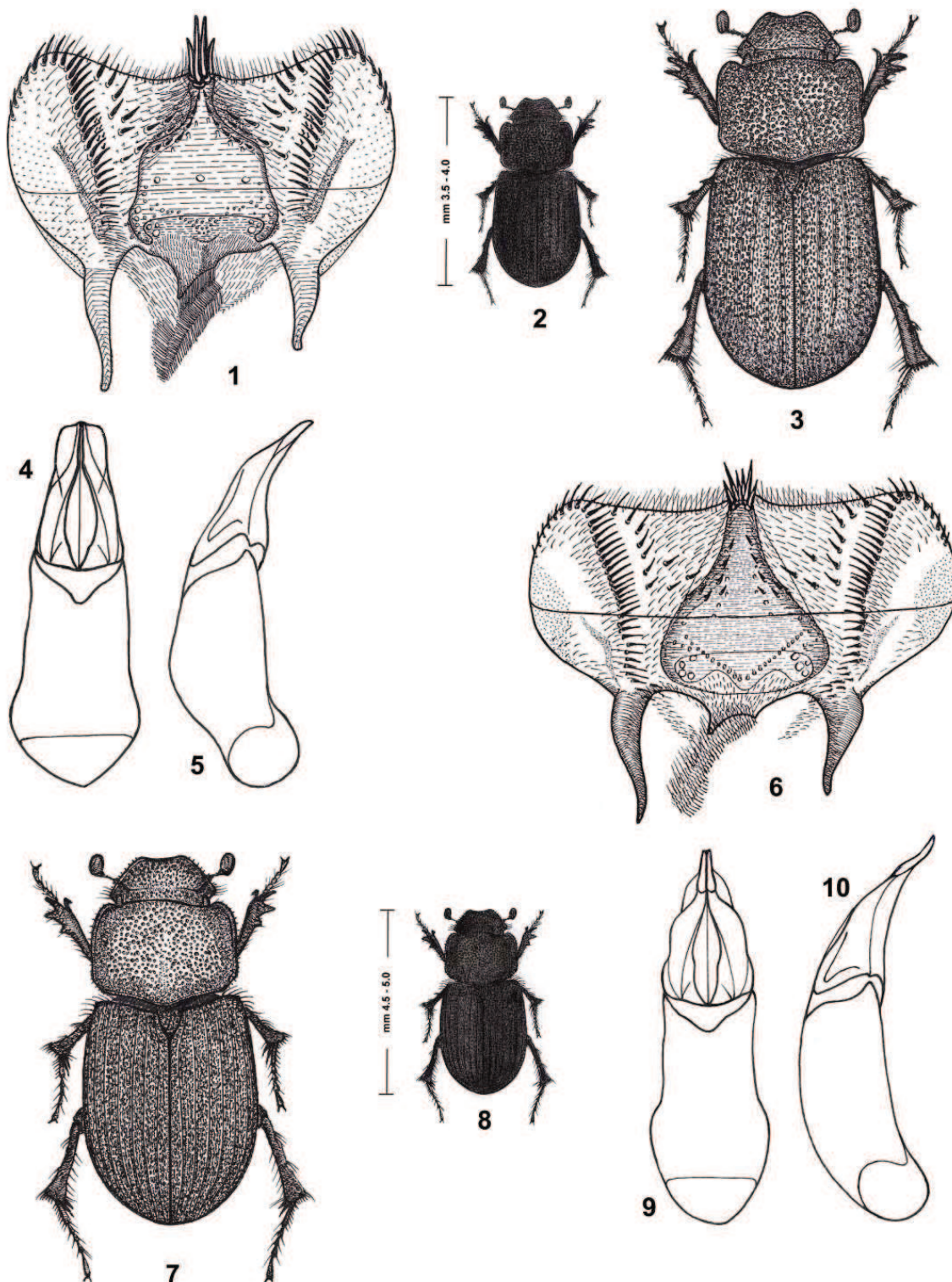
Trichonotuloides glyptus; Dellacasa et al. 2002: 178 (lectotype designation and new combination); Skelley et al. 2007: 7.

Type locality. “Ciudad in Durango” [Estado de Durango, Mexico].

Type repository. Natural History Museum. London. (type examined).

Redescription. Length 4.5–5.0 mm; oval-elongate, moderately convex, subopaque; more or less widely shortly and densely silver-grey pubescent. Blackish or piceous black; head, pronotum and elytra with margins dark reddish. Head with epistome convex at centre, coarsely and densely punctured, punctures sparser on disc, denser on sides; clypeus feebly sinuate at middle, obtusely angulate at each side, bordered, edge nearly imperceptibly bristled laterally; genae obtuse, rather shortly ciliate, distinctly protruding from the eyes; frontal suture nearly obsolete at middle, moderately raised laterally; front coarsely and rather densely punctured. Pronotum transverse, moderately convex medially, narrowly flattened on sides, strongly and densely punctured, punctures subconfluent on sides; lateral margins with border cerciniform and minutely bristled, slightly inwardly sinuate before hind angles; latter subtruncate; base slightly bisinuate and distinctly bordered. Scutellum with curved sides, coarsely and confusedly punctured. Elytra elongate-oval, moderately convex, not denticulate at shoulder; epipleural carina very distinct at humeral callus and minutely bristled; striae wide, shiny, superficially punctured and subcrenulate discally, indistinctly punctured and canaliculate toward apex; interstices flat with punctation confusedly vermiculose. Upper spur of hind tibiae shorter than first tarsal segment; latter as long as following three segments combined. Male: pronotum relatively more transverse; fore tibiae spur stout, spatulate, and apically hooked; metasternal plate spoon-shaped, punctured and shortly pubescent distally; aedeagus Fig. 9–10. Female: pronotum relatively narrower frontward; fore tibiae spur slender and regularly acuminate apically; metasternal plate nearly flat, glabrous.

Material examined. **MEXICO: Colima:** Sierra de Manantlán, El Tepeztle (Mpio. Minatitlán), m 2300, 13.VII.1989, leg. Rivera L., open pasture (1 ex., DCGI); **Durango:** km 125 carr. El Salto-Mazatlán, El Salto dint. W, 23°45'20.6"N-105°31'17.0"W, m 2400, 20.VII.2004, leg. Dellacasa M. & Martínez I., horse dung (6 exx., DCGI); Ciudad [in Durango], 8100 ft., leg. Forrer (lectotype, NHML; 2 paralectotypes, MNHN); **Hidalgo:** Jacale [Jacala], leg. Sallé (1 ex., MNHN); **México:** Río Frío, 22.VIII.1980, leg. Zunino M. (1 ex., DCGI); 3 km ante Santa Martha, 19°04'58.1"N-099°43'48.2"W, m 2700, 25.VII.2004, leg. Dellacasa M. & Martínez I. (2 exx., DCGI); carr. Temoaya-Jiquipilco, 19°32'09.9"N-099°29'47.3"W, m 3000, 23.VII.2004, leg. Dellacasa M. & Martínez I., cow dung (6 exx., DCGI); Paso de Cortés, 19°05'11.4"N-098°38'47.1"W, m 3300, 24.VII.2004, leg. Dellacasa M. & Martínez I., cow dung (73 exx., DCGI); Raices dint., 19°09'44.9"N-099°48'17.9"W, m 3499, 08.VII.2006, leg. Dellacasa M., Fresi C. & Martínez I., sheep dung (40 exx., DCGI); Salazar, 08.IX.1968, leg. Cabrera M. (1 ex., DCGI); Toluca, 16.VII.1933, leg. Hinton H. & Usinger H. (24 exx., DCGI; USNM); Valle del Silencio, m 3000, Mexico City env., 23.VIII.1980, leg. Zunino M. (1 ex., DCGI); **Oaxaca:** La Venta dint., 16°11'25.0"N-096°29'50.2"W, m 2467, 28.VI.2007, leg. Dellacasa M., Fresi C. & Martínez I., horse dung (1 ex., DCGI); Microwave Sta., 14 km n. Jct. To Tlaxlaco from Pan Am Hwy, 01.VIII.1974, leg. Whitehead (2 exx., USNM); **Puebla:** carr. Puebla-Paso de Cortés, 19°05'20.5"N-098°36'25.1"W, m 3365, 17.VII.2006, leg. Martínez I., Suarez S., Gonzalez O., Cabrero F. & Trotta N. (20 exx., DCGI); San Nicolas de los Ranchos-Paso de Cortés, 19°05'50.5"N-098°36'51.0"W, m 3350, 10.VII.2006, leg. Dellacasa M., Fresi C. & Martínez I., cow dung in shaded pasture (39 exx., DCGI); **Veracruz:** El Conejo dint., 19°31'26.3"N-097°09'22.1"W, m 3375,



Figures 1–10. *Trichonotuloides alfonsinae*, new species (Pico de Orizaba, Veracruz, Mexico). 1) Epipharynx. 2–3) Habitus (length ideogram and morphological details). 4–5) Aedeagus (dorsal and lateral views). *Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887) (Toluca, México, Mexico). 6) Epipharynx. 7–8) Habitus (morphological details and length ideogram). 9–10) Aedeagus (dorsal and lateral views).

10.VII.2007, leg. Dellacasa M. & Fresi C. (1 ex., DCGI); El Triunfo, cam. a Ayahualulco, 03.X.2000, leg. Pensado T., sheep dung (5 exx., DCGI); km 11 cam. a Cofre de Perote, m 3500, 16.VIII.1996, leg. Halftter G. & *alii*, cow and horse dung in open pastures (1 ex., DCGI); San José Aguazuelas, cam. a Los Altos, 23.VIII.1995, leg. Halftter G. & *alii*, sheep dung in open pasture (1 ex., DCGI); San José Aguazuelas, El Plano, 19°24'08"N-097°11'57"W, m 2600 (1 ex., DCGI); San José Aguazuelas, de El Triunfo a Xico, 03.X.2000, leg. Martínez I., sheep dung (7 exx., DCGI); Tembladeras, B. P., 19°30'55"N-097°06'55"W, 01-18.VI.2001, leg. Montes de Oca E. & Santiago Q. (5 exx., IEXA); Cofre de Perote, 19°27'35.3"N-097°11'12.6"W, m 3171, 09.VII.2012, leg. Arriaga A. J., horse dung (1 ex., DCGI).

Distribution. Mexico (Colima, Durango, Hidalgo, México, Oaxaca, Puebla, Veracruz).

Biology. Generalist dung feeder; specimens were collected mainly in summer.

***Trichonotuloides hansferyi* new species**

(Figures 11–15)

Type locality. Los Laureles, Ixhuacán de los Reyes, Veracruz, Mexico.

Type repository. Dellacasa Collection. Genoa, Italy.

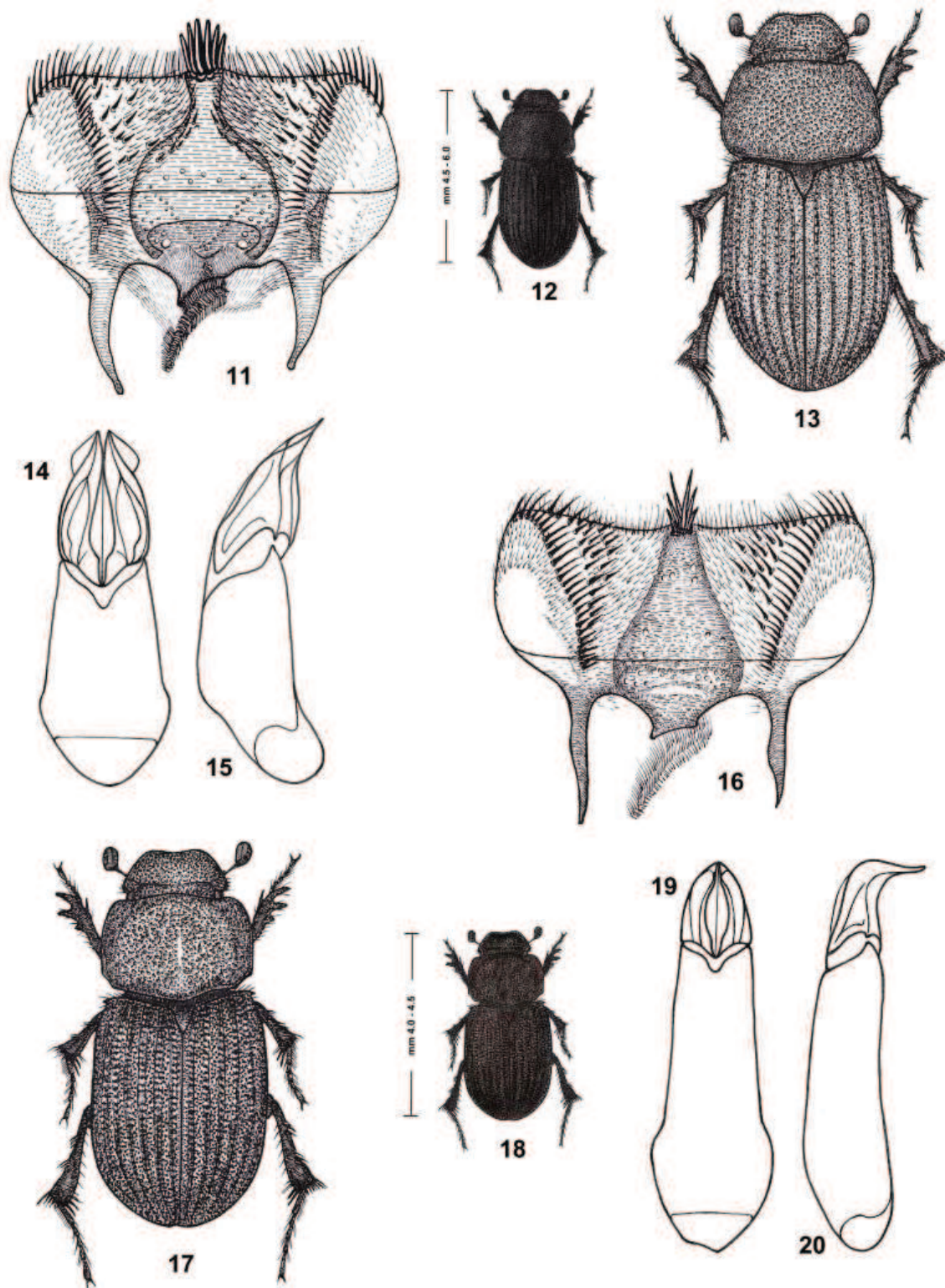
Description. Length 4.5–6.0 mm; oval-elongate, convex, subopaque; head almost glabrous, pronotum and elytra shortly densely pubescent. Blackish, clypeal margin shadowy brownish-red; legs dark brown; antennal club fuscous. Head with epistome slightly gibbous on disc, coarsely, densely, somewhat irregularly punctured; clypeus faintly sinuate at middle, round at sides, rather thickly bordered, edge slightly reflexed, shortly sparsely bristled; genae almost round, sparsely ciliate, feebly protruding from the eyes; frontal suture subcariniform, faintly gibbous medially and at sides; front coarsely, densely, somewhat irregularly punctured. Pronotum transverse, convex, simply, coarsely, very densely punctured; each carious and feebly umbilicate puncture with a short recumbent seta; lateral margins moderately arcuate, thickly bordered, edge very shortly sparsely bristled; hind angles broadly obtusely round; base almost regularly arcuate, rather thinly bordered. Scutellum excavate, coarsely punctured on basal half, punctures with short recumbent setae. Elytra elongate, moderately convex, feebly widened posteriorly, with epipleural carina very distinct at shoulder, shortly and rather sparsely bristled; deeply striate; striae, on disc, feebly crenulate, punctures rather close, slightly umbilicate, canaliculate and almost impunctate toward apex; interstices flat, coarsely, densely, evenly punctured, each puncture with short recumbent seta. Fore tibiae spur slender and acuminate in both sexes. Hind tibiae upper spur as long as first tarsal segment; latter as long as following two segments combined. Male: frontal suture relatively more raised; pronotum less convex and not narrowed anteriorly; metasternal plate concave and marginally pubescent; aedeagus Fig. 14–15. Female: frontal suture almost obsolete; pronotum relatively more convex and somewhat narrower anteriorly; metasternal plate almost flat, glabrous.

Type material. MEXICO: Veracruz: Cofre de Perote, 19°30'07.8"N-097°07'08.1"W, m 3169, 12.VII.2012, leg. Arriaga A. J., horse dung (1 paratype, DCGI); Los Laureles, 19°25'40"N-097°08'30"W, Ixhuacán de los Reyes, 08.XII.1999-10.II.2000, leg. Montes de Oca E. & Santiago Q., pitfall trap baited with cow dung (**holotype** male and 3 paratypes, DCGI, FSCA).

Distribution. Mexico (Veracruz).

Etymology. Named in honor of our friend and colleague Hans Fery, German dytiscidologist, for continuous supplying of literature hardly attainable.

Biology. The specimens of the type series were collected in horse dung or by pitfall traps baited with cow dung.



Figures 11–20. *Trichonotuloides hansferyi*, new species (Los Laureles, Ixhuacán de los Reyes, Veracruz, Mexico). 11) Epipharynx. 12–13) Habitus (length ideogram and morphological details). 14–15) Aedeagus (dorsal and lateral views). *Trichonotuloides latecrenatus* (Bates, 1887) (Totonicapam, Guatemala). 16) Epipharynx. 17–18) Habitus (morphological details and length ideogram). 19–20) Aedeagus (dorsal and lateral views).

***Trichonotuloides latecrenatus* (Bates, 1887)**

(Figures 16–20)

Aphodius latecrenatus Bates, 1887: 86; Blackwelder 1944: 212.*Aphodius* (*Amidorus*) *latecrenatus*; Dellacasa, 1988: 150.*Aphodius* (*Trichonotuloides*) *fossulatipennis* Balthasar 1945: 44; Dellacasa 1988: 258.*Trichonotuloides fossulatipennis*; Dellacasa et al. 2001: 293; Dellacasa et al. 2002: 181 (lectotype designated and new synonymy).*Trichonotuloides latecrenatus*; Dellacasa et al. 2002: 181; Skelley et al. 2007: 7.**Type locality.** Totonicapam [Guatemala].**Type repository.** Natural History Museum. London. (type examined).

Redescription. Length 4.0–4.5 mm, oblong-oval, moderately convex, subshiny; head glabrous, sides of pronotum and elytral interstices shortly pubescent. Dark brownish; clypeal margin, fore angles of pronotum and elytral apex ferrugineous; antennal club piceous; legs brown-reddish; inferior side brownish. Head rather large; epistome slightly gibbous at centre, somewhat depressed toward clypeal margin, distinctly and regularly punctured, punctation sparser on median gibbosity; clypeus feebly sinuate at middle, round at sides; genae obtusely round, shortly ciliate, distinctly protruding from the eyes; frontal suture somewhat raised, mutic; front regularly and coarsely punctured, punctation coarser than on epistome. Pronotum transverse, convex, dually, rather regularly and very densely and coarsely punctured; large punctures, three to four times larger than small, distinctly cariose and mainly on sides shortly piligerous, near base with a belt of larger contiguous and coarser punctures; lateral margins nearly straight, thickly bordered, edge glabrous, subsinuate before hind angles; latter obliquely truncate and inwardly sinuate; base feebly bisinuate, distinctly bordered. Scutellum basally and laterally coarsely punctured, toward apex subcarinate and smooth. Elytra oval-elongate, with distinct humeral denticle, broadly and deeply striate; striae almost as broad as interstices, strongly crenulate on disc, toward apex canaliculate and indistinctly punctured; interstices convex, densely, coarsely and rather irregularly punctured, toward apex punctures more superficial and somewhat confusedly confluent, quite densely and shortly pubescent. Fore tibiae spur slender and acuminate in both sexes. Hind tibiae upper spur distinctly shorter than first tarsal segment; latter as long as following three segments combined. Male: frontal suture relatively more distinct, somewhat raised; pronotum less convex and not narrowed anteriorly; metasternal plate spoon-shaped and shortly pubescent distally; aedeagus Fig. 19–20. Female: frontal suture almost obsolete; pronotum relatively more convex and somewhat narrower anteriorly; metasternal plate almost flat, nearly glabrous.

Material examined. GUATEMALA: Totonicapam, 85 – 10,500 ft., leg. Champion (lectotype and 4 paralectotypes, CNCI, MNHN, NHML). MEXICO: Chiapas: San Cristobal de las Casas, El Chivero dint., 16°40'27.1"N-92°30'23.1"W, m 2100, 03.VII.2002, leg. Dellacasa M. & Martínez I. (1 ex., DCGI).

Distribution. Guatemala, Mexico (Chiapas).**Biology.** The sole Mexican specimen was collected in sheep dung in summer.**Acknowledgments**

Thanks are due to P. Bordat (Saint-Cirq) and to T. Branco (Porto) for critical reviews of the manuscript.

Literature Cited

Balthasar, V. 1945. Quatuor generis *Aphodius* Illig. subgenera nova. *Casopis Československé Společnosti Entomologické*, 42: 40–44.

- Bates, H. W. 1887.** Insecta. Coleoptera. Pectinicornia and Lamellicornia. (Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopidae, Chasmatopteridae, Melolonthidae). *Biologia Centrali-Americana*, Vol. 2, Part 2: 25–160.
- Blackwelder, R. E. 1944.** Checklist of the Coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part II. Bulletin of the United States National Museum, 185(2): 189–341.
- Dellacasa, G., P. Bordat, and M. Dellacasa. 2001.** A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79 [2000]: 1–482.
- Dellacasa, M. 1988.** Contribution to a world-wide Catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. (Part I). *Memorie della Società Entomologica Italiana*,. 66 [1987]: 1–455.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon, and G. Dellacasa. 2002.** Aphodiinae described or recorded by Bates in *Biologia Centrali-Americana*. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 86: 155–223.
- Schmidt, A. 1913.** Erster Versuch einer Einteilung der exotischen Aphodien in Subgenera und als Anhang einige Neubeschreibungen. *Archiv für Naturgeschichte*, Abt. A, 79: 117–178.
- Skelley, P. E., M. Dellacasa, G. Dellacasa, and R. D. Gordon. 2007.** Checklist of the Aphodiini of Mexico, Central and South America. *Insecta Mundi* 0014: 1–14.

Received June 6, 2014; Accepted September 13, 2014.

Review Editor Paul Skelley.